

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
PEDECIBA, FACULTAD DE CIENCIAS
ÁREA BIOLOGÍA, SUBÁREA ZOOLOGÍA

TESIS DE MAESTRÍA

**ESTUDIO COMPARATIVO DEL CRÁNEO EN
MESOSAURIDAE
DE LA FORMACION MANGRULLO
(PÉRMICO TEMPRANO)
DE URUGUAY**

ELIZABETH MOROSI

2011

ORIENTADORA: DRA. GRACIELA PIÑEIRO

TRIBUNAL: Dr. ERNESTO BLANCO

Dr. MICHEL LAURIN

Dr. MARTIN UBILLA

CONTENIDO

RESUMEN Y ABSTRACT.....	4
Índice de figuras.....	8
Índice de tablas.....	11
I - INTRODUCCION.....	13
1.1 – Los primeros estudios paleontológicos.....	13
1.2 – Formaciones Permo-Carboníferas.....	16
1.3 – Objetivos ...	19
II – MATERIALES Y METODOS.....	20
2.1 – Materiales... ..	20
2.1.1 – Materiales estudiados.....	20
2.2 – Métodos	30
2.2.1 – Localidad relevada.....	30
2.2.2 – Colecta y preparación de materiales.....	31
2.2.3 – Fotografía y diagramación.....	32
III – ANTECEDENTES de los MESOSAURIDAE.....	34
3.1 – Reseña histórica.....	34
3.2 – Descripción de los tres géneros de los Mesosauridae.....	38
3.2.1 – Morfología básica.....	38
3.2.2 – Cráneo.....	41

IV – DESCRIPCION.....	44
4.1 – Descripción cráneo FC-DPV 2061.....	44
4.1.1 – Descripción general.....	44
4.1.2 – Cráneo: descripción anatómica.....	44
4.1.3 – Morfología dentaria.....	57
4.1.4 – Ventana temporal.....	58
4.2 – Descripción cráneo FC-DPV 2534.....	58
4.2.1 – Descripción general.....	58
4.2.2 – Cráneo: descripción anatómica.....	58
4.2.3 – FC-DPV 2534 a (parte), vista dorsal.....	59
4.2.3.1 – Fenestra temporal.....	66
4.2.4 – FC-DPV 2534 b (contraparte), vista palatal.....	68
4.3 – Descripción de FC-DPV 2636 y FC-DPV 2318.....	74
V – TAFONOMIA. NUEVA CLASE TAFONOMICA.....	78
5.1 – Antecedentes.....	78
5.1.1 – Tafonomía de los mesosáuridos.....	78
5.1.2 – Tafofacies de los mesosáuridos.....	80
5.1.3 – Tafonomía de los mesosáuridos de la	
Formación Mangrullo de Uruguay.....	81
5.2 – Tafonomía de los mesosáuridos en la Formación	
Mangrullo de Uruguay en la localidad estudiada.....	84

5.3 – Nueva subclase tafonómica.....	86
5.3.1 – Moldes aislados de cráneos completos o casi completos: subclase I a	86
5.3.2 – Las diferentes clases y subclases tafonómicas.....	89
5.4 – Tafofacies... ..	95
VI – DISCUSION	96
6.1 – Discusión de la descripción de los caracteres.....	96
6.2 – Analizando los caracteres.....	98
6.2.1 – ¿ <i>M. tenuidens</i> , <i>S. tumidum</i> o <i>B. sanpauloensis</i> ?....	98
6.2.1.1 - Morfología de los dientes.....	104
6.2.2 - ¿ <i>M. tenuidens</i> o <i>S. tumidums</i> ?.....	107
6.2.2.1 – Vista palatal.....	112
6.2.3 – ¡ <i>M. tenuidens</i> !.....	113
6.4 – Ventana temporal en los Mesosauridae.....	114
6.5 – Tafonomía	116
VII – CONCLUSIONES.....	117
VIII –AGRADECIMIENTOS.....	119
IX – REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	120

RESUMEN

Los mesosáuridos, reptiles de pequeño porte, vivieron durante el Período Pérmico y sus restos se encuentran preservados en áreas correspondientes a lo que es hoy el sureste de Sudamérica y el suroeste de África, cuando estas masas de tierra formaban parte del gran supercontinente Pangea. Son considerados los tetrápodos continentales más antiguos de Gondwana y se caracterizan por ser uno de los primeros grupos de Amniotas en colonizar el medio acuático. En Uruguay, sus restos fósiles se pueden encontrar en el noreste del país, en depósitos de la Formación Mangrullo (Grupo Cerro Largo) de edad Pérmico Temprano.

En el presente trabajo se describe la osteología craneana de estos primitivos reptiles en base al examen de nuevos materiales. Los mismos consisten en moldes de cráneos originales casi completos, con la mayoría de los huesos en posición anatómica correcta, lo que los diferencia de otros materiales craneanos hallados en Brasil y África del Sur, donde los huesos se encuentran fragmentados, superpuestos o distorsionados.

Los cráneos de mesosáuridos aquí estudiados han permitido obtener una reconstrucción más clara y fidedigna de su morfología, así como también información adicional sobre la posición que ostenta el grupo dentro de Amniota.

La comparación de los caracteres morfológicos que definen las diferentes especies de la familia Mesosauridae ha permitido establecer la presencia de la especie *Mesosaurus tenuidens* en la localidad estudiada, ubicada en el Departamento de Cerro Largo. Esta especie se caracteriza por presentar un cráneo elongado que porta dientes homodontos, muy largos y finos, con implantación tecodonta, en alveolos profundos con forma de U regularmente espaciados.

La revisión realizada ha permitido una caracterización de la morfología craneana de los mesosáuridos, con atributos algo diferentes a los reportados en trabajos previos, particularmente para *Mesosaurus tenuidens*. A modo de ejemplo, pudo ser determinado que el yugal tiene una forma trirradiada y no espatulada y que éste contacta con un postorbital relativamente pequeño, además de observar que el nasal se extiende mucho más anteriormente que el nivel anterior de las narinas

externas, por lo que su borde anterior se encuentra aproximadamente en la mitad del hocico. También se encontró que el frontal exhibe un morfotipo diferente respecto de los previamente descritos, presentando un proceso posterior muy poco desarrollado, no encontrándose evidencias de la presencia de un proceso postero lateral en ninguno de los especímenes disponibles. Por otra parte, el trabajo realizado permite también sugerir que las diferencias halladas por previos autores para caracterizar distintas especies de mesosáuridos, podrían estar relacionadas con factores tafonómicos y por lo tanto no deberían ser consideradas atributos anatómicos reales.

Los materiales que se describen en esta contribución permitieron verificar la posibilidad de la existencia de una ventana temporal inferior de tipo sinápsida en los mesosáuridos (o al menos en la especie *Mesosaurus tenuidens*), delimitada antero ventralmente por el yugal, lateralmente por el cuadrado-yugal, dorsalmente por el escamosal y dorso anteriormente por el postorbital, tal como había sido propuesto por von Huene en 1941.

Por último, pero no menos importante, se describió una nueva subclase tafonómica ("I a"), representada por moldes de cráneos aislados completos o casi completos. Se encontraron evidencias que sustentan un ambiente concordante con la tafofacies 2 descrita por Soares en 2003, con la diferencia de que los fósiles estudiados se hallan en sedimentos pelíticos, más que en turbiditas carbonáticas.

ABSTRACT

The Mesosauridae, a group of small reptiles that lived in the beginning of the Permian Period, are known from areas today occupied by the South American and South African continents, when these lands formed part of the supercontinent Pangea. They are considered the oldest continental tetrapods of Gondwana, being one of the first amniotes that colonized the aquatic environment. In Uruguay, mesosaur remains are found in deposits of the Mangrullo Formation (Cerro Largo Group) in the northeast of the country.

The present work is based on the examination of new materials that document in great detail the cranial osteology of these early amniotes. These materials consist in almost complete original skulls casts that show most of the bones in their correct anatomical position. This fact constitutes a main difference from other cranial materials found in Brazil and South Africa, where the bones are fragmented, strongly distorted or overlapped. The mesosaur skulls here studied have yielded a more accurate reconstruction of its morphology, as well as some additional information to explore about its position within Amniota.

Comparisons of morphological characters that diagnose the different species of the family Mesosauridae suggested that fossils in the studied site, located in the Cerro Largo's Department, can be exclusively assigned to the species *Mesosaurus tenuidens*. This species is characterized by an elongated skull, bearing long and slender homodont teeth, with tecodonta implantation, in evenly spaced U-shaped sockets.

The performed revision of the cranial materials permitted to obtain a new characterization of the mesosaur cranial morphology, which shows differences with respect to the attributes established by previous workers, particularly for *Mesosaurus tenuidens*. As an example, the presence of a non-spatulated, triradiate jugal, which contacts a relatively small postorbital, and the recognition of a long nasal that extend far beyond the external naris, whose anterior margin reaches about the half of the snout, are among the most important differences. It was also found that the frontal exhibits a

morphotype different from those previously described. It presents a short posterior process that is not very developed and a posterolateral process was observed in none of the previously available specimens. On the other hand, this work also suggests that the differences found by previous researchers to characterize the various mesosaur species may be related to taphonomic features and they may not be genuine anatomical differences.

The materials here described allowed to confirm the presence of a synapsid-like lower temporal fenestra in mesosaur (or at least in *Mesosaurus tenuidens*), which is delimited antero ventrally by the jugal, laterally by the quadratojugal, dorsally by the squamosal and anterodorsally by the postorbital, in a similar configuration as proposed by von Huene in 1941.

The last (but not the least) contribution of this work, is the description of a new taphonomic subclass, ("I a"), which consists in complete or almost complete isolated skull casts, along with the evidence of an environment similar with tafofacies 2 described by Soares in 2003. However, the studied fossils were found in pelitic sediment, rather than in carbonate turbidites.

Índice de figuras.

Nota: todas las escalas corresponden a 10 mm.

FIGURA 2.1. Fragmentos de cráneo anterior.....25

A y B: FC-DPV 2617, parte y contraparte de fragmento de cráneo anterior con, premaxila, maxila, nasal y lacrimal? Se pueden observar alveolos y dientes.

C: FC-DPV 2618, fragmento anterior de cráneo, maxila con alveolos.

D: FC-DPV 2620, fragmento de cráneo anterior con maxila, nasal y lacrimal. Se observan la narina y el nof.

E: FC-DPV 2626, fragmento de cráneo anterior a la órbita, presentando borde anterior y postero-lateral de órbita derecha, maxilar, lacrimal, contorno de septomaxila, prefrontal, nasal, nof y narina.

F: FC-DPV 2629, fragmento de cráneo anterior, presentando órbita derecha, maxilar con alveolos, lacrimal, prefrontal, nasal, septomaxila, nof y narina.

FIGURA 2.2. Fragmentos de cráneo anterior..... 26

A: FC-DPV 2104, fragmento de cráneo anterior presentando parte y contraparte con nasal, prefrontal, lacrimal, maxila y narina.

B: FC-DPV 2087, fragmento de cráneo anterior presentando maxila, nasal septomaxila y narina.

C: FC-DPV 2651, fragmento de cráneo anterior presentando órbita derecha y preservando una capa de hueso original muy delgada de parte del maxilar, lacrimal, prefrontal, nasal, septomaxila, borde de la narina y del nof.

- D: FC-DPV 2631: fragmento de cráneo anterior incluyendo órbita izquierda, lacrimal, parte del prefrontal, nasal, septomaxila y maxila con alveolos y dos dientes implantados. Se observan claramente la narina y el nof.
- E: FC-DPV 2109, extremo distal de la premaxila con alveolos, parte y contraparte
- F: FC-DPV 2619, fragmento de cráneo anterior con premaxilas completas con 16 alveolos en cada una y parte anterior del nasal.

FIGURA 2.3. Fragmentos de cráneo posterior..... 27

- A: FC-DPV 2621, fragmento de cráneo posterior incluyendo frontal, posfrontal, parietal, supratemporal y escamosal izquierdos.
- B: FC-DPV 2635, fragmento de cráneo presentando frontal, postfrontal, postorbital, parietal, supratemporal y escamosal.
- C: FC-DPV 2623, fragmento de cráneo posterior incluyendo frontal, posfrontal, parietal, supratemporal y escamosal.
- D: FC-DPV 2652, yugal trirradiado.

FIGURA 2.4. Fragmentos de nasal y pterigoides..... 28

- A y B: FC-DPV 2653, parte y contraparte de nasal y fragmento de premaxila aislados.
- C y D: FCD-PV 2654, pterigoides presentando dientes en las ramas palatina y transversa.
- F: FC-DPV 2633, pterigoides izquierdo presentando dientes en las ramas palatina y transversa.

FIGURA 2.5. Materiales comparativos de Brasil..... 29

- A: MN 1180: detalle de cráneo en vista lateral.
- B: UFRGS s/n detalle de cráneo y mandíbula de Mesosáurido en norma lateral.

C: MN 1181: detalle de vista dorsal de cráneo de *Mesosaurus*, donde se observa la forma globular del mismo.

D: MN 1182 detalle cráneo de Mesosáurido en vista dorsal.

E: MN 5229: detalle del cráneo de un Mesosáurido en vista dorsal, la flecha indica el yugal trirradiado.

F: MN 2208: detalle de cráneo de *Stereosternum* en vista lateral.

G: MN 4741: cráneo de *Brazilosaurus* mal preservado, en vista ventral.

FIGURA 2.6. Mapa de ubicación geográfica del yacimiento.....	30
FIGURA 3.1. Dibujo esquemático de los tres géneros de mesosáuridos.....	40
FIGURA 4.1. Fotografía del ejemplar FC-DPV 2061, craneo en vista dorsal.....	46
FIGURA 4.2. Dibujo esquemático de FC-DPV 2061.....	47
FIGURA 4.3. Nasal aislado en vista dorsal. A: fotografía de FC-DPV 2630 y B: dibujo esquemático del mismo.....	51
FIGURA 4.4. Fragmento de cráneo presentando frontal con pequeño proceso posterior. A: fotografía de FC-DPV 2622 y B: dibujo esquemático del mismo.....	52
FIGURA 4.5. Fotografía del ejemplar FC-DPV 2534 a, cráneo en vista dorsal.....	61
FIGURA 4.6. Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 a.....	62
FIGURA 4.7. Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 presentando dos morfotipos de frontal diferentes.....	63
FIGURA 4.8. A: FCD-PV 2627, fragmento de cráneo posterior que incluye frontal en el que no se observa proceso posterior o postero lateral B: dibujo esquemático del mismo.....	64
FIGURA 4.9. Selección de reconstrucciones de la zona temporal del cráneo FC-DPV 2534 a, con una pequeña ventana inferior.....	67
FIGURA 4.10. Fotografía del ejemplar FC-DPV 2534 b vista de los huesos palatales superpuestos a los de la tabla craneana.....	69
FIGURA 4.11. Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 b.....	70
FIGURA 4.12. Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 b, mostrando parte	

	11
del vómer, palatino y pterigoides.....	72
FIGURA 4.13. Fotografía de FC-DPV 2636, cráneo en vista dorsal.....	75
FIGURA 4.14. Dibujo esquemático de FC-DPV 2636	76
FIGURA 5.1. Clases tafonómicas para los diferentes grados de preservación de los mesosáuridos de la Formación Iratí de Brasil. Soares (1996).....	79
FIGURA 5.2. Clases tafonómicas para los diferentes grados de preservación de los mesosáuridos de Uruguay. Piñeiro (2002).....	82
FIGURA 5.3. Columna estratigráfica de la Formación Mangrullo.....	85
FIGURA 5.4. Clase tafonómica I. A: FC-DPV 2318 Mesosáurido completo y articulado.....	89
FIGURA 5.5. Subclase a I. Moldes de cráneos de mesosáuridos.....	90
FIGURA 5.6. Clase II: individuos parcialmente articulados.....	91
FIGURA 5.7. Subclase b III. Bonebeds.....	92
FIGURA 5.8. Subclase c III. Huesos aislados.....	93
FIGURA 5.9. Subclase d III. Moldes de huesos del poscráneo.....	94
FIGURA 6.1. Representación gráfica de las medidas del cráneo.....	102

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Cuadro estratigráfico comparativo de los periodos, pisos y sus relaciones con las unidades Pérmicas de Uruguay, Brasil y África del Sur.....	18
Tabla 4.1. Resumen de los caracteres descriptivos y óseos que se observan en FC-DPV 2636 y FC-DPV 2318.....	77
Tabla 5.1. Resumen de las clases tafonómicas de Soares (1996), Piñeiro (2002, 2008) y Morosi (esta tesis).....	87

Tabla 6.1. Resumen de las clases tafonómicas de Soares (1996), Piñeiro (2002, 2008) y Morosi (esta tesis).....	99
Tabla 6.2. Carácter largo del hocico (Araújo, 1976) y su comparación con los cuatro ejemplares estudiados.....	100
Tabla 6.3. Comparación de los distintos morfotipos de mandíbula (Araújo, 1976) con los ejemplares estudiados.....	101
Tabla 6.4. Medidas del ancho del cráneo a la altura media de la órbita, narina y porción anterior de la maxila en cm.....	101
Tabla 6.5. Medidas normalizadas de la altura de la órbita, narina y porción anterior de la maxila de los cuatro ejemplares estudiados y los correspondientes a Mesosaurus de Mc Gregor (1908) y Modesto (2006).....	103
Tabla 6.6. Valores de t de Student obtenidos para las medidas de ancho del cráneo a la altura de órbita, narina y porción anterior de maxila.....	103
Tabla 6.7. Forma del cráneo en los especímenes estudiados.....	104
Tabla 6.8. Comparación del carácter largo de los dientes en los especímenes estudiados.....	105
Tabla 6.9. Sección transversal de los dientes de mesosáuridos según los diferentes autores.....	106
Tabla 6.10. Presencia de los caracteres decrecimiento distal en diámetro y punta curvada de los dientes en los ejemplares estudiados.....	108

1 - INTRODUCCION

1.1 Los primeros estudios paleontológicos

Las investigaciones sobre la Paleontología del Pérmico de Uruguay fueron durante largo tiempo exiguas y lo que hoy se sabe acerca de este tema es parte de un trabajo relativamente reciente. Muchos de los estudios realizados durante la primera mitad del Siglo XX, fueron contribuciones fundamentalmente de carácter geológico, entre las cuales se pueden destacar los trabajos de Walther, 1919, 1928; Du Toit, 1927; Falconer, 1930, 1937; Rey Vercesi, 1933 y Lambert, 1941, entre otros. El común denominador que caracterizó estas primeras investigaciones fue la correlación de las unidades Carbonífero-Pérmicas uruguayas, (Formaciones San Gregorio, Tres Islas, Fraile Muerto, Mangrullo, Paso Aguiar, Yaguarí y Buena Vista), con aquellas equivalentes de la Cuenca Paraná en Brasil (Andreis et al., 1991). En estas publicaciones, solo se mencionaba la existencia de algunos fósiles de mesosáuridos, sin mayores detalles. Como ejemplo se destacan los trabajos de Cox (1934), sobre la descripción de varias especies de moluscos bivalvos para la Formación Yaguarí y los trabajos de Huene (1926), que incluyen sólo una mención a la presencia de restos de Mesosauridae en depósitos pérmicos de Uruguay (Piñeiro, 2006).

Las referencias más recientes sobre la presencia de fósiles en unidades del Pérmico de Uruguay que no incluyen mesosáuridos provienen de varias publicaciones de la década de los ochenta del siglo pasado, (Mones & Figueiras, 1981; Mones, 1986). Posteriormente, la aplicación de estudios de carácter palinológico y paleobotánico (Vergel, 1987; Herbst et al., 1987; Ferrando & Andreis, 1990; Beri & Daners, 1995; Crisafulli & Lutz, 1995; Herbst & Gutiérrez, 1995; Zamuner, 1996; Andreis et al., 1996) introducen nuevos enfoques de investigación, basados fundamentalmente en aspectos crono-estratigráficos y paleo-ambientales.

Para el período Carbonífero Tardío-Pérmico, se destacan los trabajos de Beltrán (1977, 1981, 1989 y 1993), quien describió peces actinospterygios y los de Sprechmann et al. (2001), quienes hacen mención de los fósiles hallados en concreciones calcáreas de la Formación San Gregorio (Carbonífero Superior a Pérmico Inferior). Mientras tanto, Herbst et al. (1987) y Morton y Herbst (1990), dan a conocer las faunas de pelecípodos de la Formación Yaguarí (Pérmico Superior) y Gallego et al. (1993), los crustáceos conchostráceos, también de la Formación Yaguarí (Pérmico Superior).

En relevamientos geopaleontológicos efectuados a partir de 1997, se estudiaron detalladamente, las unidades litoestratigráficas de edad Pérmica: Fraile Muerto, Mangrullo, Paso Aguiar, Yaguarí y Buena Vista. En estos trabajos no sólo se examinaron las localidades descritas previamente en la literatura, sino que se descubrieron nuevos sitios que resultaron importantes desde el punto de vista paleontológico. A través del estudio de estas localidades se han recopilado numerosos fósiles, describiéndose nuevos taxones, los cuales han aportado datos de carácter sistemático, evolutivo y tafonómico de las comunidades paleo-faunísticas que se desarrollaron en Uruguay durante dicho Período, (Piñeiro & Ubilla, 2003; Piñeiro, 2006 y 2008).

Desde el punto de vista estratigráfico, la sucesión pérmica de Uruguay ha sido correlacionada en su mayor parte, con unidades de la Cuenca Paraná en el sector brasileño (Falconer, 1937; Delaney & Goñi, 1963; Azevedo et al., 1985; Faccini, 1989; Bossi & Navarro, 1991; Andreis et al., 1991). Al comparar las asociaciones fósiles encontradas usando herramientas de bio-correlación, con los criterios litoestratigráficos previamente planteados, se observó una importante correspondencia, entre las Formaciones Fraile Muerto, Mangrullo, Yaguarí y Buena Vista de Uruguay y las Formaciones Palermo, Iratí, Rio do Rasto, Estrada Nova y Sanga do Cabral de Brasil respectivamente (Piñeiro, 2002, 2004, 2006).

Como se ha mencionado, hasta los relevamientos comenzados en 1997, los registros específicos de tetrápodos para la Formación Mangrullo del Pérmico de

Uruguay, consistían en escasas citas donde se comunicaba el hallazgo de costillas y vértebras desarticuladas de mesosáuridos (Walther, 1928; Huene, 1926, 1940; Mones, 1986; Bossi & Navarro, 1991), las que por su pobre representación en cantidad y calidad, no ofrecían interés para un estudio paleontológico más detallado.

No obstante, los descubrimientos últimamente realizados en esta unidad, incluyen varios ejemplares de crustáceos Pygocephalomorpha, entre los que se cuentan individuos completos y casi completos en buen estado de preservación (Piñeiro, 2002; Morosi, 2008), icnofósiles pertenecientes al icnogénero *Chondrites* y la icnoespecie *Undichna insolentia*, (Pinto et al., 2000; Piñeiro, 2006; Piñeiro & Lorenzo, 2001; Piñeiro & Rojas, 2001; Goso et al., 2001).

Entre los fósiles colectados, los Mesosauridae llamaron nuestra atención dados los numerosos hallazgos y el buen estado de preservación que los mismos presentaban. Los especímenes descubiertos hasta el momento, incluyen varios esqueletos articulados parcialmente completos, algunos preservando cintura escapular o pélvica, un esqueleto completo, varios restos de cráneo y tres cráneos casi completos, con la zona temporal bastante bien preservada. Estos últimos despertaron nuestro interés en profundizar el estudio del cráneo de los Mesosauridae, tema que ha sido motivo de controversia por mucho tiempo.

La mayoría de estos ejemplares de mesosáuridos fueron colectados principalmente en dos localidades de la Formación Mangrullo, una ubicada en el departamento de Cerro Largo y la otra en el departamento de Tacuarembó.

1.2 Formaciones Permo-Carboníferas

Los sedimentos en los que se acumularon los restos de Mesosauridae son parte de la mega-secuencia Permo-Carbonífera, que comienza su depositación de tipo intracratónica y de naturaleza policíclica, con el establecimiento de un cuerpo de agua interior, que en Uruguay se conoce como Cuenca Norte (Santa Ana et al., 2006).

La evolución de este paleo-ambiente se caracterizó por una lenta disminución de la influencia marina y una paulatina continentalización, hasta llegar a la implantación de paleosuelos de escaso desarrollo y finalmente un sistema continental fluvial y lagunar asociado probablemente a ambientes marinos marginales (Piñeiro, 2002; Santa Ana et al., 2006). Estos depósitos muestran evidencias de salinidad, tenor de oxígeno, profundidad y energía variables, dependientes de las desglaciaciones y momentos de mayor o menor influencia del mar abierto, (Piñeiro, 2002; Piñeiro, 2006; Veroslavsky, 2006).

Se cree que los mesosáuridos, colonizaron la cuenca en el momento de su mayor restricción, durante la depositación de la Formación Mangrullo en sectores de plataforma poco profundos, próximos a las costas. Esto fue inferido a través de la asociación de los mesosáuridos con el tipo de sedimento y con organismos de ambientes continentales, como insectos y restos vegetales encontrados en los mismos niveles (Araújo, 1976; Piñeiro, 2002).

Los afloramientos de las Formaciones Permo-carboníferas se extienden sobre los departamentos de Cerro Largo, Tacuarembó, Treinta y Tres, Rivera, Soriano y Durazno, (Preciozzi et al., 1988; Santa Ana et al., 2006).

1.2.1 Ciclo marino-transicional (Pérmico Temprano a Medio).

Este ciclo marino-transicional incluye las Formaciones Mangrullo, Paso Aguiar y Yaguarí y marca el inicio del retiro del Mar Pérmico de la Cuenca Norte.

La Formación Mangrullo aflora en los Departamentos de Rivera, Tacuarembó y Cerro Largo, su litología consiste en niveles pelíticos, niveles de calizas y calizas arenosas, areniscas y esquistos bituminosos y no bituminosos asociados a condiciones subacuáticas restringidas (Santa Ana et al., 2006). Este ambiente depositacional se corresponde a un cuerpo de agua epicontinental, con condiciones de salinidad, nivel de oxigenación, profundidad y energía fluctuantes, que abarcaba la cuenca del Paraná en América del Sur y el suroeste de África (Bossi & Navarro, 1991). Recientemente, se han presentado evidencias que sugieren condiciones de hiper-salinidad en la cuenca durante su colonización por los reptiles mesosáuridos y los crustáceos Pygocephalomorpha (Piñeiro et al., en prensa).

Esta unidad es considerada un marco estratigráfico de referencia para la Cuenca Norte, pues su desarrollo ha permitido establecer correlaciones litoestratigráficas y bioestratigráficas con otros dominios gondwánicos (ver Fig.1.1), debido a que esta unidad contiene restos fósiles de reptiles Mesosauridae, que también se registran en depósitos isócronos de Brasil y África del Sur (Oelofsen, 1981; Oelofsen & Araújo, 1983; Piñeiro, 2002). Estos reptiles constituyen una de las clásicas evidencias paleontológicas que inicialmente sustentaron la existencia del Supercontinente Gondwana y la Teoría de la Tectónica de Placas de Wegener (1966).

Desde el punto de vista paleontológico es la unidad Pérmica que mayor cantidad de fósiles ha generado hasta el momento en Uruguay. Además de los reptiles mesosáuridos se han hallado restos de peces óseos (Piñeiro & Verde, 1996; Piñeiro et al., 1998), bivalvos (Figueiras & Broggi, 1968; Herbst et al., 1987), icnofósiles (Piñeiro et al., 1998; Piñeiro, 2004) conchostráceos y pigocefalomorfos (Bossi & Navarro, 1991; Piñeiro 2002, 2004, 2006, 2008), restos vegetales (Crisafulli & Lutz, 1995; Zamuner, 1996; Piñeiro & Verde, 1996) y palinomorfos (Bossi & Navarro, 1991; Beri & Daners, 1995; Andreis et al., 1996; Piñeiro et al., 1998; Beri & Pecois, 2001).

Recientes dataciones con zircones han confirmado una edad de entre 280 y 275 Ma. (Artinskiense), para la Formación Mangrullo, por lo que se asume que su depositación ocurrió durante el Pérmico Temprano (Santa Ana et al., 2006).

La edad obtenida mediante estas dataciones, sumada al conjunto de fósiles anteriormente mencionados (*vide supra*), aporta evidencia suficiente como para

considerar a la Formación Mangrullo de Uruguay como una unidad estratigráficamente equivalente a la Formación Iratí de Brasil y a la Formación Whitehill de África del Sur (Mones & Figueiras, 1981; Oelofsen & Araújo, 1983; Bossi & Navarro, 1991; Piñeiro, 2002).

Ma.	Período	Piso/edad	Uruguay	Brasil	África	
245	Triásico Temprano	Olenekiano	Fm. Buena Vista	Fm. Sanga do Cabral	Serie Beaufort	
		Induano		Fm. Sanga do Cabral		
251	Pérmico Tardío	Changhsingiense	Fm. Yaguiarí	Fm. Río do Rastro		Grupo Ecca
		Wuchiapingiense		Fm. Estrada Nova		
260	Pérmico Medio	Capitaniense	Fm. Paso Aguiar	Fm. Río do Rastro	Grupo Ecca	
		Wordianense		Fm. Estrada Nova		
		Rodianense		Fm. Estrada Nova		
271	Pérmico Temprano	Kunguriense	Fm. Mangrullo	Fm. Palermo	Fm. Whitehill	
		Artinskiense		Fm. Palermo	Fm. Prince Albert	
		Sakmariense		Fm. Tres Islas	Fm. Río Bonito	Grupo Dwyka
		Asseliense		Fm. San Gregorio	Fm. Itararé	
299 318	Carbonífero Tardío	Pennsylvaniense	Fm. San Gregorio	Fm. Itararé		

Tabla 1.1 - Cuadro estratigráfico comparativo de los periodos, pisos y sus relaciones con las unidades Pérmicas de Uruguay, Brasil y África del Sur. Modificado de Walker & Geissman (2009) y Piñeiro (2006).

Objetivos:

- A) Describir los restos craneanos de mesosáuridos recientemente hallados y contribuir al conocimiento de la caracterización taxonómica de los mismos.
- B) Analizar las diferencias anatómicas que permitan el reconocimiento de los diferentes taxones a nivel de cráneo.
- C) Poner en evidencia la existencia de más de una especie de Mesosauridae en el Uruguay a través del estudio de su morfología craneana.
- D) Verificar la presencia de ventanas temporales que probablemente no correspondan con una fenestra sinápsida.

2 - MATERIALES Y METODOS

2.1 Materiales

2.1.1 Materiales estudiados

Los materiales descritos en esta tesis son parte de una serie de fósiles colectados en los trabajos de campo efectuados entre los años 2006 y 2010. Los mismos fueron catalogados e ingresados a la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias de Montevideo, Uruguay. (*FC-DPV*)

Con fines comparativos se estudiaron materiales procedentes de Brasil, que se encuentran depositados en la Universidade Federal do Rio Grande do Sul (*UFRGS*) (Porto Alegre, Brasil) y en el Museo Nacional de Rio de Janeiro (*MN*).

Abreviaciones utilizadas en las figuras: F, frontal; L, lacrimal; M, maxilar; N, nasal; P, parietal; Pf, postfrontal; Pl, palatino; Pm, premaxila; Po, postorbital; Pp, postparietal; Prf, prefrontal; Pt, pterigoides; Q, cuadrado; Qy, cuadrado-yugal; St, septomaxila; Sq, escamosal; St, supratemporal; T, tabular; V, vómer; Y, yugal.

Nota*: primer número de las figuras corresponde al del capítulo en que se encuentran (e.g: 2.x, 4.x, 5.x).

Nota**: todas las escalas en fotos y dibujos corresponden a 10 mm

Mesosáuridos

Sauropsida Huxley, 1864

?Parareptilia Olson, 1947

Proganosauria Baur, 1887 (sensu Araújo, 1976; Modesto, 1999)

Mesosauridae McGregor, 1908

Material Craneanos

La mayoría de los materiales corresponden a moldes originales, en el caso de ser fósiles de cuerpo esto se especificará.

FC-DPV 2061: Cráneo casi completo, preservado como una impresión de la superficie externa dorsal, presentando casi todos los huesos en su posición anatómica original: premaxila, maxila, septomaxila, lacrimal, nasal, prefrontal, posfrontal, yugal, parietal, ?postparietal, postorbital, supratemporal y escamosal, se pueden distinguir algunos accidentes craneanos como las órbitas, las narinas, el foramen narinale-obturatorum y el foramen parietal (Fig. 4.1)

FC-DPV 2534: Impresión de cráneo casi completo presentando parte y contraparte mostrando todos los huesos en posición anatómica al igual que lo detallado en FC-DPV 2061. En la contraparte se observa parte del vómer, del palatino y del pterigoides. En este ejemplar, el yugal izquierdo está incompleto, pero la forma de este hueso y sus relaciones pueden ser determinadas a través del yugal derecho (Fig. 4.5 y 4.10).

FC-DPV 2636: cráneo casi completo en vista dorsal, pero mal preservado. La premaxila porta un diente, y los alvéolos son claramente visibles en la maxila. La delimitación de los huesos del cráneo no está garantizada en este ejemplar, dado en mal estado de preservación que impide ver las suturas. No obstante, teniendo como guía los otros materiales aquí descritos se puede llegar a inferir una morfología similar, al menos de la superficie dorsal de la tabla craneana (Fig. 4.13).

FCD-PV 2630: nasal aislado (Fig. 4.3 A).

FC-DPV 2622: mitad derecha de la región postorbital del cráneo, incluyendo frontal, postfrontal, postorbital, parietal, supratemporal y escamosal (Fig. 4.4 A).

FCD-PV 2627: fragmento de cráneo posterior incluyendo frontal, posfrontal, parietal, supratemporal y escamosal (Fig. 4.6 A).

FC-DPV 2318: Parte y contraparte de un individuo juvenil parcialmente completo incluyendo cráneo (Fig. 5.4).

FC-DPV 2617: parte y contraparte de fragmento de cráneo anterior con, premaxila, maxila, nasal y lacrimal? Se pueden observar alveolos y dientes (Fig. 2.1 A y B).

FC-DPV 2618: fragmento anterior de cráneo, maxila con alveolos (Fig. 2.1 C).

FC-DPV 2620: fragmento de cráneo anterior con maxila, nasal y lacrimal. Se observan la narina y el nof? (Fig. 2.1 D).

FC-DPV 2626: fragmento de cráneo anterior a la órbita, presentando borde anterior y posterolateral de órbita derecha, maxilar, lacrimal, prefrontal, nasal, septomaxila, nof? y narina (Fig. 2.1 E).

FC-DPV 2629: fragmento de cráneo anterior, presentando órbita derecha, maxilar con alveolos, lacrimal, prefrontal, nasal, septomaxila, nof? y narina (Fig. 2.1 F).

FC-DPV 2104: fragmento de cráneo anterior presentando parte y contraparte con nasal, prefrontal, lacrimal, maxila y narina (Fig. 2.2 A).

FC-DPV 2087: fragmento de cráneo anterior presentando maxila, nasal septomaxila y narina (Fig. 2.2 B).

FC-DPV 2651: fragmento de cráneo anterior órbita derecha y preservando una capa de hueso original muy delgada de una parte del maxilar, lacrimal, prefrontal, nasal, septomaxila, borde de la narina y del nof (Fig. 2.2 C).

FC-DPV 2631: fragmento de cráneo anterior incluyendo órbita izquierda, lacrimal, parte del prefrontal, nasal, septomaxila y narina maxila con alveolos y dos dientes (Fig. 2.2 D).

FC-DPV 2109: parte y contraparte del extremo distal de la premaxila con alveolos (Fig. 2.2 E).

FC-DPV 2619: fragmento de cráneo anterior con premaxila completa, fragmento de maxila con alveolos y nasal (Fig. 2.2 F).

FC-DPV 2621: fragmento de cráneo posterior incluyendo frontal, posfrontal, parietal, supratemporal y escamosal izquierdos (Fig. 2.3 A).

FC-DPV 2623: fragmento de cráneo posterior incluyendo frontal, posfrontal, parietal, supratemporal y escamosal (Fig. 2.3 C).

FC-DPV 2635: fragmento de cráneo presentando frontal, postfrontal, postorbital, parietal, supratemporal y escamosal (Fig. 2.3 B).

FC-DPV 2652: yugal trirradiado (Fig. 2.3 D).

FC-DPV 2653: nasal y fragmento de premaxila aislados, preservado como parte y contraparte (Fig. 2.4 A y B).

FC-DPV 2654: pterigoides presentando dientes en las ramas palatina y transversa (Fig. 2.4 C y D).

FC-DPV 2633: pterigoides izquierdo presentando dientes en las ramas palatina y transversa (Fig. 2.4 E).

Material postcraneo utilizado para análisis tafonómico

FC-DPV 1499: esqueleto postcraneo parcialmente articulado (Fig. 5.6 A).

FC-DPV 2637: esqueleto apendicular con pie casi completo (Fig. 5.6 B).

FC-DPV 2638: esqueleto axial parcialmente preservado (Fig. 5.6 C).

FC-DPV 2639: bonebed donde se observan mayoritariamente costillas dorsales (Fig. 5.7 A).

FC-DPV 2105: bonebed con costillas dorsales fracturadas (Fig. 5.7 B).

FC-DPV 2624: bonebed donde se aprecian costillas y vértebras dorsales (Fig. 5.7 C).

FC-DPV 2644: húmero de individuo adulto (Fig. 5.8 A).

FC-DPV 2646: húmero de individuo adulto (Fig. 5.8 B).

FC-DPV 2645: vértebra dorsal (Fig. 5.8 C).

FC-DPV 2647: moldes de vértebras dorsales (Fig. 5.9 A).

FC-DPV 2648: moldes de costillas dorsales (Fig. 5.9 B).

FC-DPV 2202: moldes de vértebras, costillas dorsales, hemales y huesos largos (Fig. 5.9 C).

2.1.2 Materiales comparativos de Mesosauridae (Formación Iratí)

MN 1180: detalle de cráneo en vista lateral (Fig. 2.5 A).

UFRGS s/n: Esqueleto parcialmente articulado preservando cráneo y mandíbula en norma lateral, región cervical, dorsal y sacral con costillas paquiostóticas, detalle del cráneo (Fig. 2.5 B).

MN 1181: detalle de vista dorsal de cráneo de *Mesosaurus*, donde se observa la forma globular del mismo. (Fig. 2.5 C).

MN 1182: esqueleto completo Mesosauridae, detalle del cráneo en vista dorsal (Fig. 2.5 D).

MN 5229: esqueleto axial parcial y cráneo de Mesosauridae, detalle del cráneo (Fig. 2.5 E).

MN 2208: esqueleto axial parcial y cráneo de *Stereosternum*, detalle del cráneo en vista lateral (Fig. 2.5 F).

MN 4741: esqueleto completo de *Brazilosaurus*, con cráneo mal preservado en vista ventral (Fig.2.5 G)

Figura 2.1 - Fragmentos de cráneo anterior.

A



B



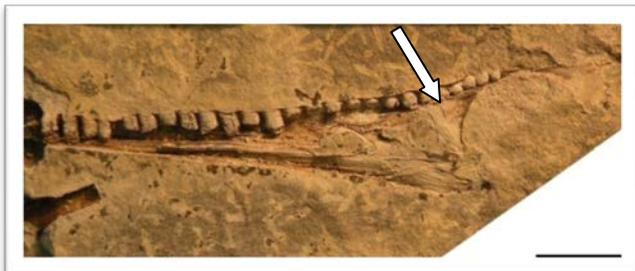
C



D



E



F



Figura 2.2 - Fragmentos de cráneo anterior

A



B



C



D



E

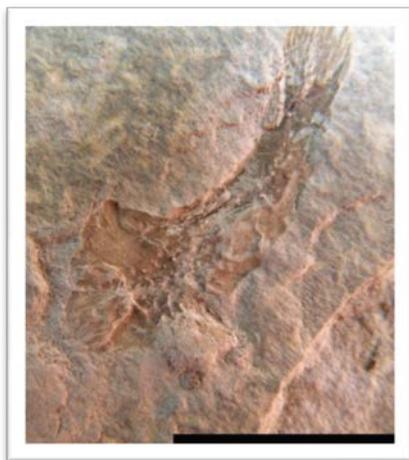


F

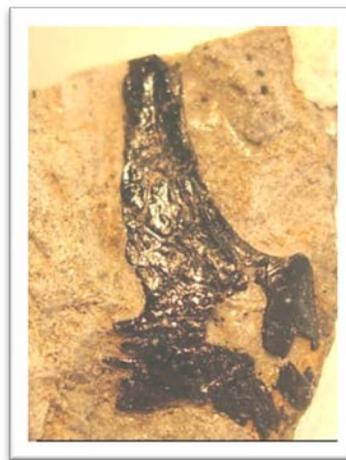


Figura 2.3 - Fragmentos de cráneo posterior.

A



B



C



D



Figura 2.4 - . Fragmentos de nasal y pterigoides.

A



B



C



D



E

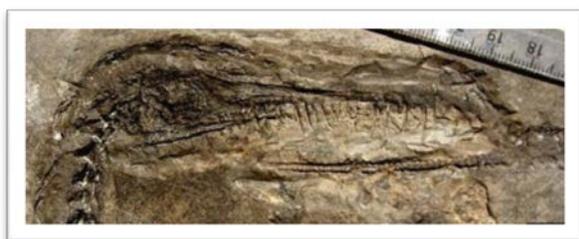


Figura 2.5 - Materiales comparativos de Brasil.

A



B



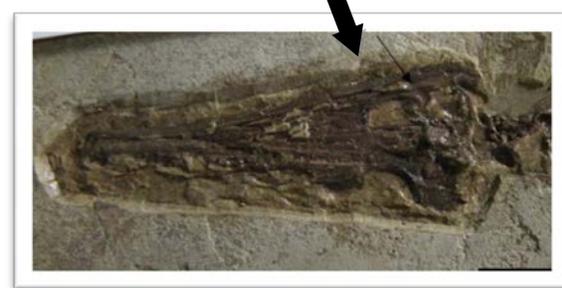
C



D



E



F



G



2. 2- Métodos

2.2.1- Localidad relevada:

Procedencia geográfica: yacimiento sobre la Ruta Nacional N° 26, entre Melo y Tacuarembó.

Procedencia estratigráfica: Formación Mangrullo, Grupo Cerro Largo.



Fig. 2.6 Mapa de ubicación geográfica del yacimiento en la Formación Mangrullo.

Los ejemplares aquí estudiados provienen de uno de los afloramientos relevados, al que se accede por la Ruta Nacional N° 26, que une las ciudades de Melo y Tacuarembó. La descripción litoestratigráfica y las características sedimentológicas de la unidad que representa la localidad estudiada ya ha sido detallada y pueden ser consultadas en Piñeiro (2002); Piñeiro y Ubilla (2003); Piñeiro (2006).

2.2.2- Colecta y preparación de materiales

Los materiales fueron colectados, embalados y transportados de acuerdo a los procedimientos convencionales utilizados en Paleontología, tomando en consideración las características friables de los sedimentos que los contenían. Aquellos ejemplares incluidos en rocas poco consolidadas fueron extraídos de las mismas en el yacimiento y envueltos en diversos tipos de materiales para su protección. Primero se cubren con una capa de algodón para su aislamiento ante posibles golpes o caídas y sobre esta se procede a envolver los materiales con papel o cartón, según el caso. Luego se colocan en bolsas y en cajas o cajones, las que se etiquetan marcando localidad geográfica de procedencia, fecha, nombre del o los colectores y observaciones particulares de los fósiles que contienen. Debido al pequeño tamaño de estos fósiles no se requirió de ningún otro tipo de procedimiento para su transporte.

Los especímenes examinados en esta tesis se encuentran preservados en rocas pelíticas poco consolidadas y generalmente se encuentran en forma de moldes naturales, salvo FC-DPV 2635 y FC-DPV 2651 (ver Fig. 2.3 B y Fig. 2.2 C), que preservan una capa de hueso original muy delgada.

Ya en el laboratorio los materiales son procesados de acuerdo a lo que cada ejemplar requiera, en general con la limpieza y liberación de sedimento es suficiente, aunque de ser necesario, se pueden recortar las rocas más grandes para que tengan un tamaño acorde al fósil que contienen.

En el caso de los cráneos y fragmentos craneanos aquí estudiados, se requirió de un mínimo de trabajo de preparación, salvo la remoción de sedimento en algunas áreas, que impedía una buena visualización de las estructuras a estudiar. Dos de los tres cráneos están cubiertos con una capa de cyanoacrilato, la cual fue aplicada en el mismo yacimiento, en un esfuerzo por preservar estos materiales, incluidos en un material sumamente friable.

2.2.3- Fotografía y diagramación

La fotografía de algunos de los especímenes fue realizada con una cámara Nikon y se utilizó luz natural en todos los casos que fue posible.

Entre los implementos de trabajo del laboratorio se dispuso de una lupa binocular marca Zeiss MC 80, con cámara clara para la ilustración de los especímenes, pero debido a circunstancias ajenas, dicha cámara no pudo ser utilizada. Por motivo de este inconveniente, se desarrollaron una serie de técnicas para el estudio y realización de dibujos de los cráneos estudiados:

Como cámara clara se utilizó una pantalla de cristal líquido de 16" de una laptop Toshiba Satellite, sobre la que se realizaron los dibujos de los diferentes especímenes desde fotografías proyectadas en la misma, poniendo especial énfasis en los caracteres diagnósticos en el momento de la descripción.

Luego de varias pruebas con diferentes tipos y grosores de lápices (desde HB hasta 6B), diferente tipo de marcadores (comunes, de pizarrón, permanentes) se optó finalmente por utilizar marcadores indelebles de diferentes colores y grosores y cotonetes embebidos en alcohol para borrar. El mismo proceso de selección se realizó con papeles de diferentes colores, gramajes y texturas, distintos tipos de materiales plásticos translúcidos (e.g. plásticos transparentes, films autoadhesivos), para finalmente escoger láminas de acetato.

Encontramos que esta técnica tiene la ventaja de poder utilizar aumentos importantes (200X, 300X) para obtener detalles poco visibles de los caracteres a estudiar o pequeñas zonas problemáticas, e inmediatamente volver al tamaño con el que se estaba realizando el dibujo.

En una primera instancia, se realizó una selección de las fotografías previamente tomadas con diferentes aumentos y ángulos de iluminación, buscando seleccionar aquellas que presentaban el máximo de detalles posibles.

Posteriormente se trabajó sobre estas últimas, en las que se efectuaron contrastes, procesos de saturación e inversión de colores, para obtener pormenores, que en las fotos sin tratamiento eran difíciles de apreciar. Este trabajo se realizó con diferentes programas, como Adobe Photoshop y Corel Draw, para lograr una mejor visualización y detalle de las estructuras de interés.

Durante el proceso de realización de los dibujos, los caracteres eran verificados con el material fósil bajo la lupa.

Ulteriormente los dibujos obtenidos sobre acetatos fueron escaneados e impresos en papel, donde algunos fueron retocados y coloreados.

Como algunas partes de los cráneos FC-DPV 2061 y FC-DPV 2534 (ver Fig. 4.1 y Fig. 4.8 y 4.11) se encuentran algo desplazados de su posición anatómica normal y los huesos de la zona temporal no se hallan completos, se procedió a la realización de varias reconstrucciones de los cráneos en general y de la zona temporal en particular. Para ello, se dibujaron los diferentes huesos por separado, se recortaron y se ensamblaron nuevamente, obteniéndose distintas configuraciones del área temporal, siendo las incluidas en este trabajo, las que mejor se han adaptado a los contornos de los huesos existentes y a lo que se conoce de la anatomía del cráneo de los mesosáuridos. Para su análisis se tomó en consideración el grado de error que se introducía al reconstruir un cráneo tridimensional, con la información aportada por uno preservado bidimensionalmente, en el cual las diferentes piezas anatómicas se pueden encontrar en planos diferentes o pueden estar parcialmente superpuestas o fracturadas.

3 – Antecedentes de los Mesosauridae

3.1 Reseña histórica

Entre los pocos amniotas de hábitos acuáticos que se conocen para el Paleozoico los Mesosauridae se destacan, no solo por su anatomía distintiva, sino porque además poseen un biocrón corto y una distribución geográfica restringida. De acuerdo con Carroll, (1969), (ver además Laurin, 2010), son los Amniotas más antiguos conocidos que desarrollaron hábitos acuáticos luego de haber evolucionado en tierra, no obstante otros autores entienden que esta hipótesis es evolutivamente poco probable, dado que los amniotas surgen en el Carbonífero Tardío, una edad geológicamente muy cercana al momento de aparición de los mesosáuridos en el registro fósil (Romer, 1974). Los Mesosauridae se han preservado en los sedimentos del Pérmico-Temprano del sur de África (Sudáfrica y Namibia) y el este de Sudamérica (Brasil, Paraguay y Uruguay). Se desarrollaron en un restringido intervalo de tiempo durante el Paleozoico, cuando los actuales continentes se hallaban unidos formando el supercontinente de Pangea (Araújo, 1976), y sus adaptaciones anatómicas al medio acuático, no marino (probablemente un lago de salinidad variable), difícilmente podrían haber posibilitado el cruce de un océano.

La anatomía de los mesosáuridos ha intrigado a los paleontólogos desde la descripción de *Mesosaurus tenuidens*. El primer trabajo científico describiendo esta especie, fue el publicado por Paul Gervais en 1864 sobre un ejemplar encontrado en la Cuenca de Karoo en Sudáfrica, en un lugar llamado Griquas. El espécimen fue obtenido de manera bastante peculiar, ya que fue comprado a un campesino del lugar que lo utilizaba como parte de una marmita. El autor recibió el material fósil sin tener conocimiento de su procedencia exacta y trató de relacionarlo, a través de las características osteológicas que este presentaba, con los grupos de tetrápodos acuáticos conocidos en la época. Basado en la fragilidad del esqueleto y la morfología de los miembros, eligió el nombre genérico *Mesosaurus* para enfatizar que este animal se movía tanto en el medio acuático como en el terrestre y como nombre específico

tenuidens, refiriéndose a la delicadeza de la dentición. Subsecuentes estudios han sugerido un estilo de vida más acuático, pero estiman que presumiblemente incursionaran en el medio terrestre para la puesta de huevos, (Laurin, 2010; Canoville & Laurin, 2010)

El espécimen referido, solo pudo ser estudiado luego que los huesos fueron removidos mecánicamente de la roca que los contenía. Dada la fragilidad de los esquistos de color gris oscuro de donde se extrajo el ejemplar, la práctica de este procedimiento resultó en un conjunto de huesos y moldes en su gran mayoría fracturados. De los moldes negativos resultantes se realizaron moldes positivos en gutapercha. Este material solo reveló las características anatómicas más destacables, no permitiendo obtener información detallada de la morfología del cráneo (Modesto, 1996).

Aproximadamente veinte años después, Cope (1886, 1887) describirá otros especímenes de mesosáuridos de los sedimentos carbonáticos calcáreos provenientes de la Formación Iratí, en el Estado de São Paulo en Brasil. El material descrito constaba primeramente de piezas del esqueleto axial y apendicular, y era algo más completo y mejor preservado que los materiales africanos. Mediante un análisis osteológico Cope (op. cit), concluyó que se trataba de un género y una especie nueva de Mesosauridae, al que denominó *Stereosternum tumidum*. Al año siguiente, Cope recibió un nuevo espécimen que consistía en restos de cráneo, cuello y miembros, pudiendo completar la diagnosis del nuevo taxón, aunque solo adicionando las características más destacables del cráneo. Debido a la pobre preservación del nuevo ejemplar, los detalles sutiles de la anatomía craneana fueron difíciles de determinar (Araújo, 2000). Luego de la descripción de Cope (1886, 1887), Osborn (1903) publicó una detallada descripción de *Stereosternum*, aunque varios aspectos permanecieron poco conocidos, en especial los referentes al cráneo (Modesto, 1999).

Posteriormente, en los trabajos de campo efectuados en Brasil por White durante el año 1908, en oportunidad de participar en prospecciones carboníferas, fueron colectados ejemplares de mesosáuridos en esquistos de la Formación Iratí. Los materiales fueron enviados al Museo de Historia Natural en Nueva York, donde fueron

estudiados por McGregor (1908), quien no observó diferencias con los materiales africanos.

McGregor (op. cit) realizó la descripción de varios especímenes y la reconstrucción de un cráneo con dos pares de aberturas temporales relacionando a los mesosáuridos con los diápsidos y por tanto coincidiendo con Osborn (1903), quien favorecía la identidad diápsida del grupo (Modesto, 2006). Algunos de estos fósiles presentaban cráneos completos, pero debido a que los esqueletos eran sumamente delicados y la exposición al aire producía su desintegración, la única forma de poder estudiarlos era realizando moldes de los mismos (McGregor, 1908). Lamentablemente las técnicas existentes en ese momento, no permitían una copia clara de los detalles más sutiles, lo que aportaba cierto grado de ambigüedad a las descripciones. En esa época aun no se tenía conocimiento de la teoría de la deriva continental, por lo que en su diagnosis específica, McGregor (1908), solo diferenció el material brasileño por su procedencia geográfica, denominándolo por tanto, como una nueva especie: *Mesosaurus brasiliensis*.

En los primeros trabajos descriptivos de restos de mesosáuridos (e.g. Gervais, 1865; Cope, 1886; Baur, 1887; Osborn, 1903; Broom, 1908), se intentó relacionar a los Mesosauridae con grupos de reptiles conocidos en ese momento y así se plantearon afinidades con los Microsauria, Diaptosauria y Cotylosauria entre los cuales se encontraría el posible antecesor de hábitos terrestres de los Mesosauridae (Carroll, 1988). Durante ese periodo, Seeley (1892), quien comparó el postcráneo de los mesosáuridos con el de *Nothosaurus*, sostenía la hipótesis de que podrían ser los ancestros de los sauropterygios.

Casi sesenta años después de la descripción de McGregor (1908), los paleontólogos japoneses Shikama y Ozaki (1966) anuncian el descubrimiento y la descripción de un nuevo género y especie de mesosáurido. El ejemplar se encontraba en buenas condiciones de preservación, incluía cráneo, cuello, vértebras dorsales, costillas y algunos huesos de los miembros posteriores. El mismo fue hallado en sedimentos calcáreos de la Formación Iratí aflorantes en una hacienda situada a 16 km al noroeste de la ciudad de Tatuí, Estado de São Paulo en Brasil (Araújo, 2000). Shikama y Ozaki (1966) compararon el material fósil con las descripciones de

Mesosaurus y *Stereosternum* existentes, principalmente a través de características anatómicas como la extensión de la región cervical, el tipo de costillas, la forma del cráneo y de los dientes, concluyendo que se trataba de una nueva forma de Mesosauridae a la que denominaron *Brazilosaurus sanpauloensis*.

A partir de los años setenta del siglo pasado se comienzan una serie de trabajos con los mesosáuridos de Brasil. Araújo (1976), revisó la morfología de varios ejemplares provenientes de distintos afloramientos correspondientes a la Formación Iratí y la interpretación de los datos estadísticos obtenidos le permitió constatar diferencias significativas en los caracteres analizados. Por consiguiente, reconoció la existencia de tres géneros monoespecíficos: *Mesosaurus*, *Stereosternum* y *Brazilosaurus*, estando *Mesosaurus tenuidens* (Gervais, 1864) y *Stereosternum tumidum* (Cope, 1886) representadas en Brasil y en África y *Brazilosaurus sanpauloensis* (Shikama y Ozaki, 1966) solo en Brasil (Araújo, 1976).

Cabe resaltar que a partir del análisis de las colecciones afro-brasileñas, Oelofsen & Araújo (1987), propusieron a la especie *M. brasiliensis* descrita por Mc Gregor (1908) proveniente de sedimentos brasileños, como conespecífica de *M. tenuidens* (Gervais 1864), prevaleciendo por tanto, esta última.

Ulteriormente Oelofsen y Araújo (1983) profundizan sobre las ideas presentadas por Araújo (1976), basándose en prospecciones que fueron efectuadas en la Formación Iratí de Brasil y en la Formación Whitehill de Sudáfrica, en las que se pudo constatar una relación entre las diferentes especies y el tipo de sedimentos donde estas fueron encontradas. Los fósiles de mesosáuridos, junto con las rocas sedimentarias que los contienen, representan dos facies distintas. Una de ellas está formada por esquistos grises y negros depositados en aguas profundas (entre 150 y 200 metros) y en ambiente reductor, donde se encuentra mayoritariamente la especie *Mesosaurus tenuidens*. La segunda facies está caracterizada por rocas carbonáticas depositadas en los bordes de la cuenca, correspondientes a aguas más someras, con mayor circulación y oxigenación y que contienen restos de *Stereosternum tumidum* y *Brazilosaurus sanpauloensis*. Este tipo de asociaciones reflejan distintos tipos de hábitat, por lo que sugieren que cada especie ocupó zonas de profundidad y

condiciones diferentes en un mar interior de condiciones ambientales inestables, (Oelofsen & Araújo, 1983, 1987).

En esa época también se realizaron nuevas interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales, donde se sostiene que la mayoría de los depósitos fosilíferos que presentan mesosáuridos, tanto de América del Sur como de África del Sur, serían producto de eventos catastróficos relacionados a episodios de grandes tempestades que afectaron la región periódicamente (Lavina, 1991; Lavina & Araújo, 1994).

3.2 Descripción de los tres géneros de Mesosauridae

3.2.1 Morfología básica

La familia Mesosauridae, descrita por Baur (1889), reúne formas extintas de animales lacertiformes de pequeño porte, que raramente sobrepasan el metro de largo. Se describen de un modo general como un lagarto de tamaño pequeño, cuerpo esbelto, cráneo y cuello alargados y cola larga lateralmente deprimida, con una longitud de entre 40 y 120 cm, pudiendo llegar a dos metros de longitud total en ejemplares adultos muy maduros (Piñeiro, 2002, 2004).

El cráneo tiene una forma aproximadamente triangular, con órbitas bien desarrolladas, narinas retrasadas y un rostro alargado. El esqueleto axial está compuesto por vértebras con arcos neurales engrosados, costillas paquiostóticas y gastralia. (Gervais, 1865; McGregor, 1908; Oelofsen & Araújo, 1987). Los miembros anteriores son más cortos y menos desarrollados que los posteriores, con dedos largos y membranas interdigitales en manos y pies (Rösler & Tatizana, 1985). Este tipo de morfología se corresponde con animales que poseen algún tipo de adaptación a la vida acuática (Araújo & Timm, 2000).

Hasta el momento existe consenso en que la familia Mesosauridae está constituida por tres géneros distintos: *Mesosaurus*, *Stereosternum* y *Brazilosaurus*. Estos géneros son monoespecíficos, componiendo las especies *Mesosaurus*

tenuidens, *Stereosternum tumidum* y *Brazilosaurus sanpauloensis*. Los tres géneros de mesosáuridos son muy parecidos y poseen rasgos similares, pero han sido señalados algunos caracteres osteológicos que permiten diferenciar las tres especies entre sí (Araújo, 1976).

Mesosaurus posee el cráneo alargado, de tamaño mayor que el largo del cuello, con los premaxilares y maxilares prolongados. Pero lo que más llama la atención es su cráneo con numerosos dientes comparativamente muy largos, (Araújo & Timm, 2000). La región postorbital se encuentra bien desarrollada y es de forma semi-globular. La mandíbula, por ser larga, muestra una suave curvatura, con numerosos dientes, mientras que las fosas nasales se encuentran retrasadas, cercanas a las órbitas.

El tronco o zona pre-sacra está compuesto por aproximadamente 24 vértebras, siendo el segmento del esqueleto menos largo, comparado con *Stereosternum* y *Brazilosaurus*. Presenta arcos neurales bien desarrollados y costillas gruesas, compactas, confiriéndole un aspecto paquiostótico. Tal característica es también observada en otros reptiles acuáticos extintos y actualmente es encontrada en sirénidos (manatíes), (Ver Canoville & Laurin, 2010 para información más reciente sobre este tema). Los arcos hemales son estructuras típicas de las vértebras caudales y se presentan en forma de V (Araújo, 1976).

Posee cinturas escapular y pélvica reducidas además de extremidades poco modificadas, cinco dedos en manos y pies, los cuales se hallaban unidos por una membrana interdigital (Araújo & Timm, 2000).

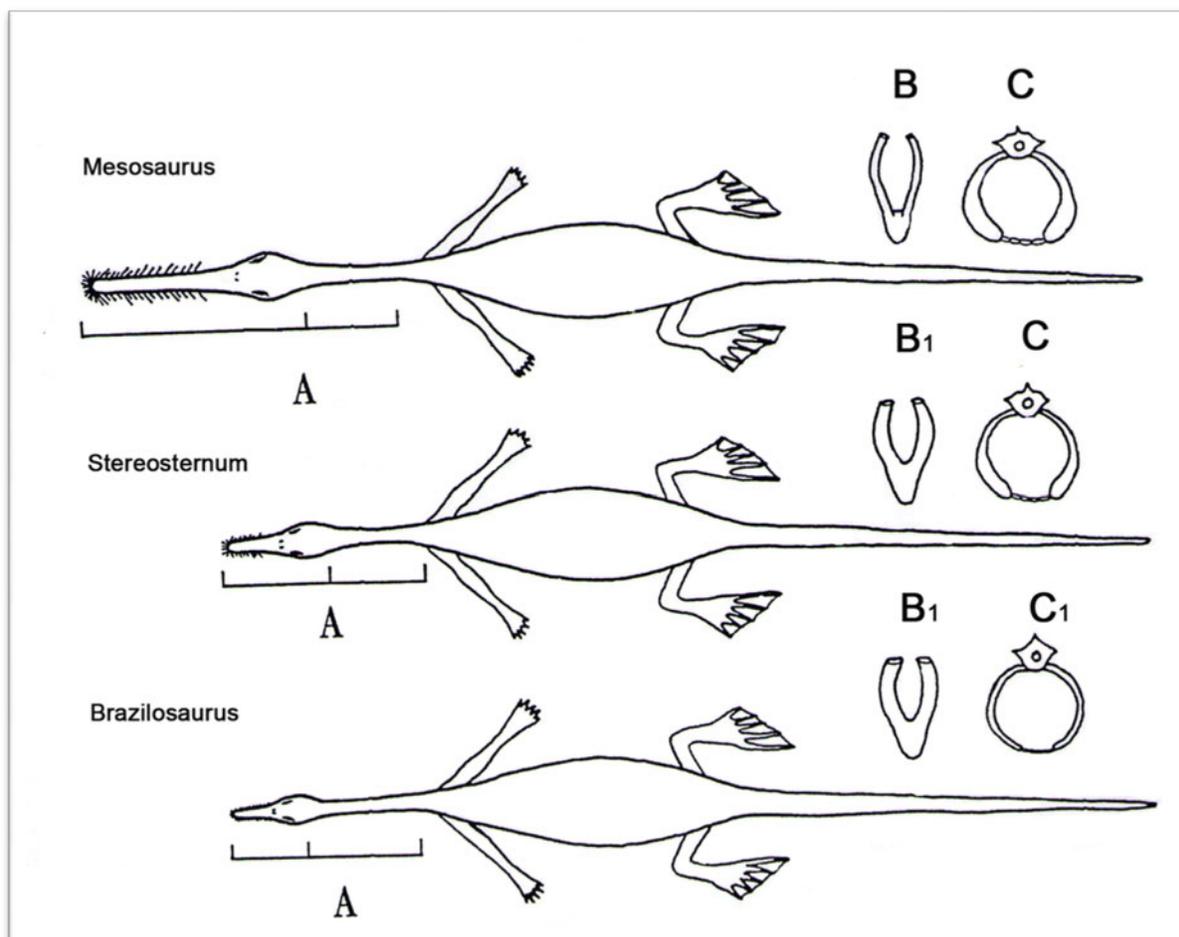


Figura 3.1 - Dibujo esquemático de los tres géneros de mesosáuridos, mostrando las principales diferencias esqueléticas en relación al largo del cráneo y cuello y con referencia a los arcos hemales y costillas. A: relación largo cráneo-cuello. B: arco hemal no paquiosfótico. B₁: arco hemal paquiosfótico. C: costillas paquiosfóticas con hiperostosis. C₁: costillas paquiosfóticas sin hiperostosis. (Modificado de Araújo & Timm, 2000.)

Stereosternum en general presenta características similares a las de *Mesosaurus*, pero con un cráneo y rostro más corto, dientes comparativamente más cortos y un cuello tan largo como el largo del cráneo.

No obstante la región pre-sacral es más larga que en *Mesosaurus*, con aproximadamente 34 vértebras, con arcos hemales paquiosfóticos en forma de U y costillas paquiosfóticas con hiperostosis (Araújo & Timm, 2000). Cintura escapular y pélvica similar a las de *Mesosaurus* (Araújo, 1976; Araújo & Timm, 2000).

El cráneo de **Brazilosaurus** es más pequeño que el de *Mesosaurus* y *Stereosternum*, así como también sus dientes son más cortos y fuertes. Presenta el

cuello más largo de los tres géneros y su cuerpo muestra características similares a las de *Stereosternum* (Piñeiro, 2004; Piñeiro Com-Pers., 2010). Exhibe vértebras con arcos neurales bien desarrollados y paquiostóticos como en los otros mesosáuridos, mientras que los arcos hemales presentan forma de U y son algo más paquiostóticos al compararlos con los de *Mesosaurus* (Araújo, 1976; Oelofsen & Araújo, 1983; Oelofsen & Araújo, 1987).

Las costillas son significativamente más delgadas, no paquiostóticas aunque estas son compactas como en *Mesosaurus* y *Stereosternum* (Araújo & Timm, 1997). Las cintura escapular y pélvica están reducidas y las extremidades poco modificadas, semejantes a las de *Stereosternum* y *Mesosaurus*. Si bien, estas características diferenciales entre los taxones siguen siendo referidas en publicaciones recientes, algunas de ellas han sido cuestionadas por Piñeiro (2004, 2006), quien sugiere que las mismas están relacionadas con aspectos tafonómicos y ontogenéticos.

3.2.2. Cráneo

Como se observa en las descripciones de las distintas especies de Mesosauridae (*vide supra*), las características osteológicas y morfológicas del cráneo que se utilizan para diferenciar las especies son escasas y se limitan al tamaño y forma general del mismo, la presencia de muchos o pocos dientes y el largo del cuello respecto del largo del cráneo. Por este motivo, la necesidad de estudiar materiales craneanos con un buen estado de preservación se hizo cada vez más evidente. Ya desde las primeras publicaciones sobre Mesosauridae, se ponía especial énfasis en la naturaleza de la región temporal y el tipo y número de aberturas presentes en el cráneo, (Osborn 1903; Williston 1925), debido a que esta característica era considerada una importante herramienta de clasificación entre los amniotas (Modesto, 2006). Las dudas que generaban las descripciones de la morfología del cráneo y la importancia de la clasificación basada en el número y posición de las fenestras temporales, definieron las diferentes posiciones en que los mesosáuridos fueron considerados en la filogenia de los reptiles. Aunque Huene (1926), había propuesto inicialmente que los mesosáuridos estaban relacionados con los ichthyosaurios, posteriormente reconoció que esta hipótesis no era correcta y postuló que tenían en

realidad afinidades con los Sinápsida (Huene, 1941). Huene (op. cit) estudió moldes realizados en goma de especímenes colectados en Brasil (Formación Iratí) y depositados en el Museo Geológico de Upsala en Suecia y en el Museo de Tübingen en Alemania. Su hipótesis de relacionar a los mesosáuridos con los sinápsidos basales fue fundada en la descripción de una abertura temporal de posición inferior en uno de los especímenes estudiados. Aunque esta interpretación propuesta por Huene (op. cit) fue aceptada por subsecuentes investigadores (e.g. Ginsburg, 1967; Araújo 1976; Piñeiro, 2002, 2004), un origen sinápsido para los mesosáuridos, no recibió amplia aprobación. Romer (1966), consideraba que los mesosáuridos tenían un origen independiente y podrían ostentar el mismo estatus que el grupo Permo-Carbonífero de los Protorothyrididae (anteriormente "Romeriidae"), reconocido por Carroll (1969), como el más basal dentro de Amniota, pero recientemente sugeridos como eureptiles basales (Müller & Reisz, 2006).

Recientemente, los Mesosauridae han sido relacionados con los Parareptilia, en el contexto de estudios cladísticos sobre Amniota primitivos (Modesto, 1999, 2006), o considerados como los saurópsidos más basales (Laurin & Reisz, 1995). Los parareptiles son definidos como un grupo posiblemente extinto de anápsidos primitivos que incluye a los Procolophonidae, Paraeiasauridae y Millerettidae (Gauthier et al., 1988) y posiblemente a las tortugas (Reisz & Laurin, 1991). Estas hipótesis consideraron a los mesosáuridos como anápsidos, tomando en cuenta la ausencia de fenestras en la región temporal del cráneo.

Es así que los mesosáuridos, a través de más de cien años de estudio, han sido considerados diápsidos (McGregor, 1908), animales con dos ventanas temporales: como las aves, los dinosaurios y la mayoría de los reptiles actuales; sinápsidos (Huene, 1941) con una ventana temporal como los mamíferos y anápsidos (Oelofsen, 1981; Laurin & Reisz, 1995; Modesto, 1999, 2006), animales carentes de ventanas temporales, probablemente como las tortugas.

Esta amplia gama de interpretaciones, de especímenes que pertenecen a la misma familia y que además generan bruscos cambios en la posición filogenética de los mesosáuridos es entendible, si se considera que su cráneo es pequeño (unos 5 cm

de largo en ejemplares maduros) y muy frágil. Aún los especímenes más completos y mejor preservados presentan algún grado de distorsión, con huesos que se encuentran desplazados de su posición original o superpuestos, por lo que la descripción de la osteología craneana ha mostrado una constante dificultad en cuanto a la comprensión y reconocimiento de su real estructura (Piñeiro, 2002, 2004, 2006).

Debido a este debate mantenido por tan largo tiempo y a las condiciones en que se han preservado los cráneos en general, es que los ejemplares hallados en la Formación Mangrullo de Uruguay se tornan tan atractivos. Estos incluyen moldes de cráneos naturales, casi completos y en buen estado de conservación. Los huesos de la tabla craneana presentan un desplazamiento mínimo de la posición anatómica correcta y se observa la delimitación natural de los mismos a través de sus suturas originales. Este hallazgo ofrece una oportunidad única para profundizar en el conocimiento sobre la anatomía craneana de los mesosáuridos en general, y en lo que respecta a la presencia de ventanas temporales y su posición sistemática en particular.

En la Formación Mangrullo, se han encontrado restos fósiles que han sido identificado como pertenecientes a *Mesosaurus* y probablemente *Stereosternum* (Piñeiro, 2002), existiendo algunos restos de postcráneo cuya asignación ha planteado dudas si corresponden o no a *Brazilosaurus sanpauloensis* (Piñeiro, 2006), ya que es posible que los caracteres que se utilizan para distinguir a *Stereosternum* de *Brazilosaurus* sean el resultado de la preservación de ejemplares en diferentes fases del desarrollo (Piñeiro, 2006). Recientemente, Piñeiro (Com-Pers., 2011) reconoce que ciertos especímenes presentes en calcáneos de la Formación Iratí de Brasil son ejemplares adultos que no desarrollaron paquiostosis en sus costillas dorsales (*Brazilosaurus*) y son diferentes a aquellos registrados en Uruguay (?*Mesosaurus*, ?*Stereosternum*) que adquieren este carácter desde muy jóvenes.

4 - DESCRIPCION

4.1 DESCRIPCION CRANEO FC-DPV 2061

4.1.1 Descripción general

El ejemplar FC-DPV 2061 corresponde a la impresión dorsal de un cráneo casi completo. Se encuentra cubierto por una pátina de cyanoacrilato, la que fue colocada en el momento de su hallazgo para su mejor preservación. Este procedimiento se realizó debido a que la roca en la que se encuentra es de un sedimento muy fino, de tipo pelítico, poco consolidado. Sin embargo, al procesar el ejemplar en el laboratorio, para fotografía y estudios detallados del mismo bajo lupa binocular, se observó que esa misma capa de cyanoacrilato que lo preserva dificulta una correcta visualización de los detalles más finos, ya que refleja la luz desde casi todos los ángulos.

4.1.2 Cráneo: descripción anatómica

FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) es un cráneo elongado, estrecho y con un hocico desarrollado, a pesar de que gran parte del tercio anterior no está preservada. Asimismo, la zona temporal a ambos lados del cráneo se encuentra incompleta. La caja craneana propiamente dicha es corta y ancha si se compara con el largo total, el cual puede ser inferido tomando en consideración la cantidad de alveolos preservados en relación con el número presente en otros cráneos estudiados con la dentición completa

Las órbitas son grandes y se hallan posicionadas dorso lateralmente, las narinas externas se encuentran retrasadas y cercanas a las órbitas, aunque no en el grado máximo presente en reptiles francamente marinos (e.g. ictiosaurios). Las narinas

se hallan separadas entre sí por los huesos nasales, que son relativamente elongados y se extienden hasta cerca de los $2/3$ del cráneo sobre el rostro, donde contactan con el premaxilar.

En este ejemplar no fue posible dilucidar fehacientemente los huesos que estarían involucrados en la formación de la fenestra temporal, aunque sí se observan indicios de su presencia, tales como una muesca o concavidad en el borde lateral del escamosal y del yugal, lo cual sugiere que estos huesos formarían el borde de una abertura (ver Fig. 4.1 y 4.2).



Fig 4.1 - Fotografía del ejemplar FC-DPV 2061 en vista dorsal que incluye la mayoría de los huesos craneales.

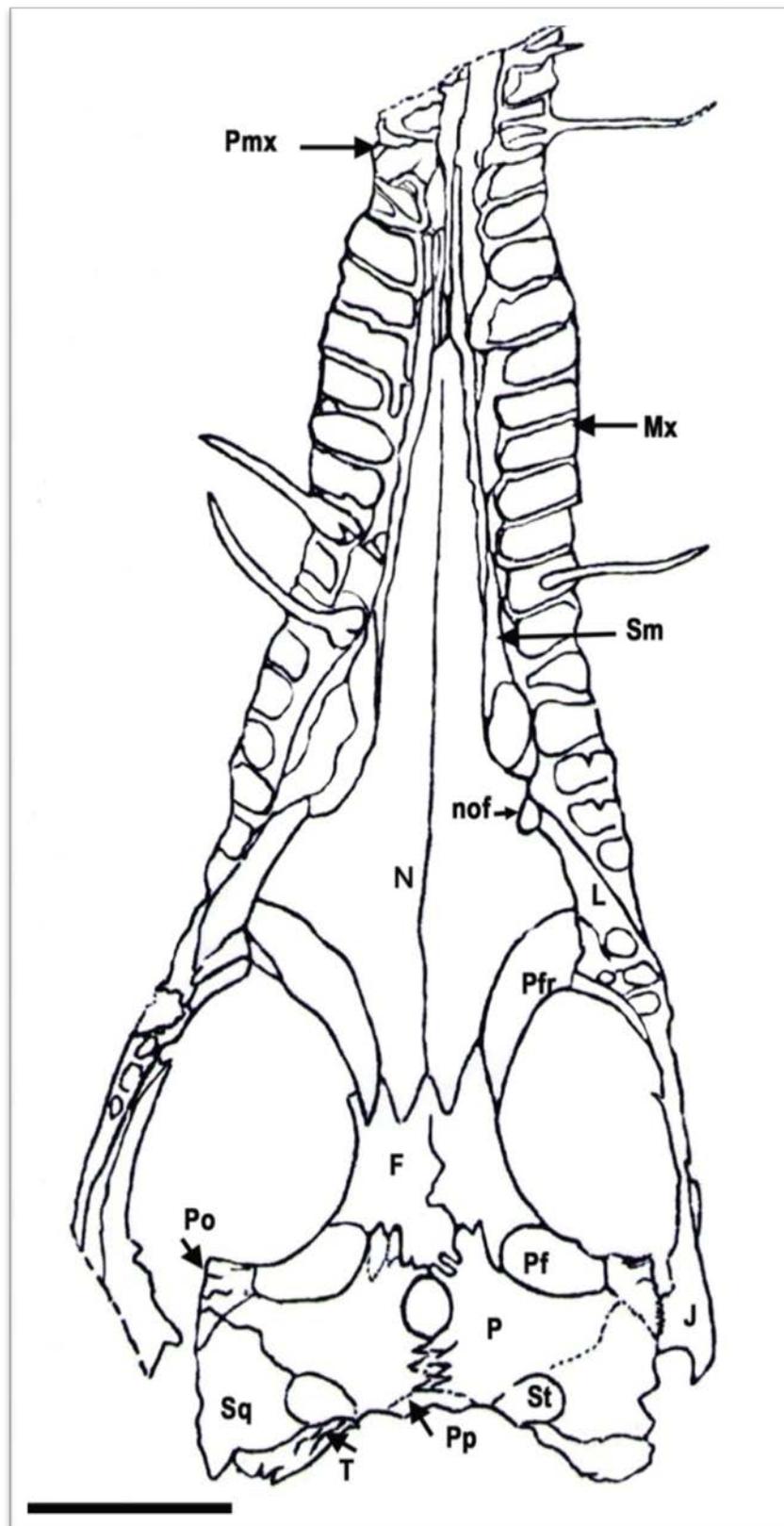


Fig. 4.2 - Dibujo esquemático de FC-DPV 2061 mostrando la morfología de los huesos del cráneo en vista dorsal.

Premaxila

Los tres géneros de Mesosauridae se caracterizan por poseer un hocico elongado y estrecho, cuyos dientes parecen haber permanecido expuestos, inclusive cuando el animal tenía la boca cerrada, de manera similar al de los cocodrilos gaviálidos actuales. Pero a diferencia de estos últimos, los mesosáuridos presentan las narinas retrasadas y los dientes mucho más largos y delgados.

La premaxila es un hueso alargado antero-posteriormente que porta 16 dientes. Su contacto posterior con el nasal está delimitado por dos proyecciones que suturan lateralmente con la maxila, a la altura del tercio anterior del hocico. Esta interpretación es similar a lo sugerido por Huene (1941) y contrasta con la de Modesto (2006), quien ubica la sutura entre la pre-maxila y el nasal a la altura de la narina. Los nasales aislados que fueron hallados confirman la longitud de este hueso (ver Fig. 4.3 A y B).

En FC-DPV 2061 (Fig. 4.1), la zona donde se ubica la narina presenta varias líneas de fracturas que podrían ser erróneamente interpretadas como suturas. Quizás este problema estuvo presente en los cráneos estudiados por Modesto (2006), en los cuales alguna fractura más pronunciada pudo haber sido considerada como la unión entre premaxilar y el nasal. No obstante, esta interpretación no debe ser considerada como definitiva, dado que no se ha tenido la oportunidad de revisar los cráneos estudiados por este último autor personalmente.

El extremo anterior de los pre-maxilares no se encuentra preservado en FC-DPV 2061 y solo se han conservado 4 alvéolos del lado izquierdo y 5 del lado derecho, uno de los cuales porta un diente largo y fino. Los alvéolos donde se encuentran insertados los dientes presentan forma de U, y los mismos se hallan bien expuestos.

Las características que presenta la dentición son descriptas en un párrafo aparte.

Maxila

La maxila es el hueso más largo del cráneo, con el eje mayor en dirección antero-posterior y su eje transversal es mayor a la altura del borde posterior del septomaxilar. Anteriormente presenta un proceso fino que contacta la premaxila medialmente, a la altura que ésta se une con el nasal. Posee una línea de dientes que anteriormente se continúa con los de la pre-maxila y posteriormente termina a la altura del punto medio del margen lateral orbital.

El tramo posterior edentado es corto, estrecho y afinado, abarcando el espacio de no más de dos o tres alveolos de largo, posteriormente contacta con el yugal.

En FC-DPV 2061 las maxilas son los huesos que han conservado la mayor cantidad de alveolos dentarios, contándose 17 de cada lado. Al igual que en la premaxila, los dientes tienen implantación tecodonta y se encuentran alojados en alveolos con forma de U.

Medialmente la maxila contacta el lacrimal, la septomaxila y contribuye a la formación del borde de un pequeño orificio sub-circular, llamado “foramen narinale obturatum” (“nof” en Huene, 1941), el cual es único para los mesosáurios.

El nof es un pequeño orificio definido por Huene (1941), localizado posteriormente a la narina externa, entre ésta y la órbita, y aunque su función aun no ha sido bien establecida, recientemente ha sido relacionado con la presencia y secreción de una glándula de la sal, ubicada en el tramo anterior del palatino (Piñeiro et al., en prensa). Estos últimos autores notaron que este foramen está delimitado por los huesos nasal, lacrimal y maxilar, separado de la narina por un proceso dorsal de la maxila (ver también FC-DPV 2651 en fig. 2.2 C). Posteriormente, no se observa ningún contacto con el cuadrado-yugal.

Algo que llama la atención, tanto en la maxila como en la premaxila, es que el hueso fino que normalmente forma las paredes exteriores de los alvéolos, no se halla presente y por tanto los alveolos dentarios se observan claramente en una vista dorsal, lo que no es una condición normal de preservación. Esta condición puede responder a un proceso tafonómico, debido a la compresión sufrida por un cráneo tan delicado como el de los mesosáuridos (ver fig. 4.1).

Septomaxila

Es un hueso comprimido lateralmente, con su eje mayor orientado antero-posteriormente y que forma el borde lateral de la narina. Contacta medialmente con el nasal, ventralmente se halla unido a la maxila y está separado del lacrimal por un contacto entre la maxila y el nasal, por delante del nof, como fue mencionado anteriormente (ver Fig. 4.2).

Nasal

El nasal es un hueso largo y estrecho, que se extiende desde una característica sutura superpuesta en W que forma con el frontal a la altura del borde anterior de la órbita, hasta 2/3 del largo del hocico donde sutura con los premaxilares, tal como fue descrito por von Huene en 1941, (ver además FC-DPV 2630 en fig. 4.3).

Lateralmente contacta con los prefrontales y lacrimales y forma el borde medial del foramen narinale obturatum y de la narina.

A



B

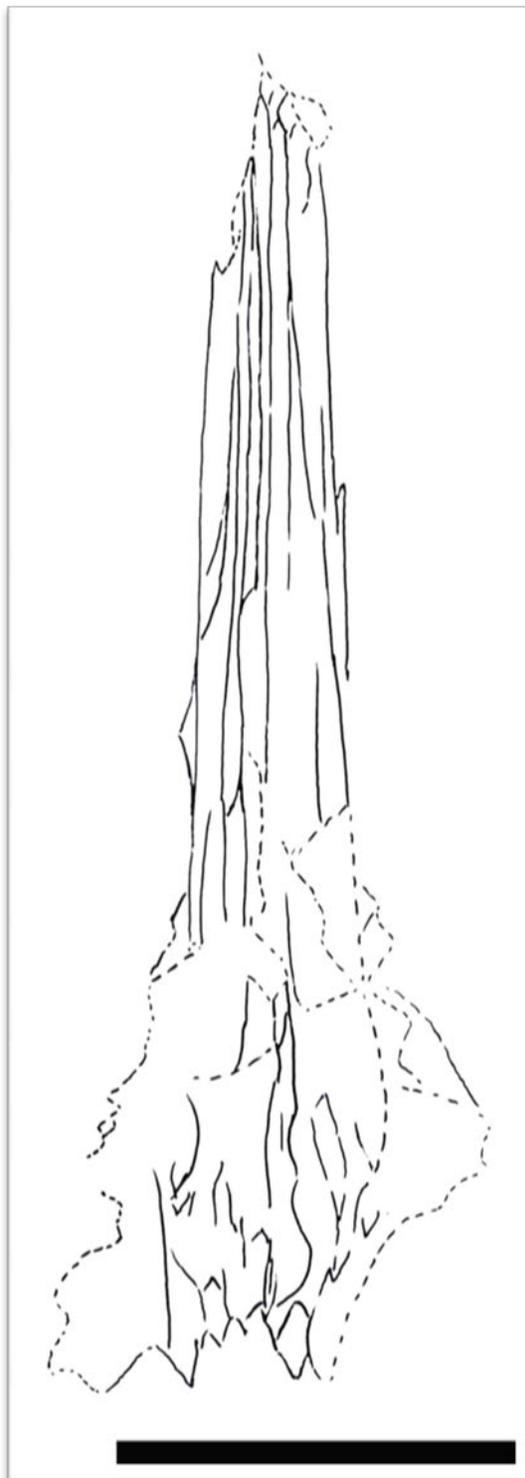


Fig. 4.3 - A: fotografía de FC-DPV 2630, nasal aislado en vista dorsal. El nasal es el único elemento preservado en este espécimen, Las líneas que se aprecian no corresponden a suturas sino a fracturas (líneas punteadas) y en su mayor parte muestran la ornamentación que este hueso presenta. B: dibujo esquemático del nasal mostrado en A.

Frontal

El frontal contacta el prefrontal y el nasal antero lateralmente, mediante la sutura superpuesta con forma de W antes mencionada, delimita lateralmente las órbitas, donde presenta un engrosamiento que resulta en una depresión leve entre ambas.

Entre ambos frontales, se observa una sutura medial algo sinuosa que se extiende antero-posteriormente desde los nasales hasta los parietales.

Posteriormente se prolonga hasta el parietal y el postfrontal, formando el borde medial de la órbita. Entre el parietal y el postfrontal se observa un pequeño proceso (ver además FC-DPV 2622 en fig. 4.4 A y B), similar al descrito por Huene (1941), pero nada comparado con el prolongado proceso posterior o posterolateral figurado por Modesto (1996), para *Stereosternum* y *Mesosaurus* respectivamente.

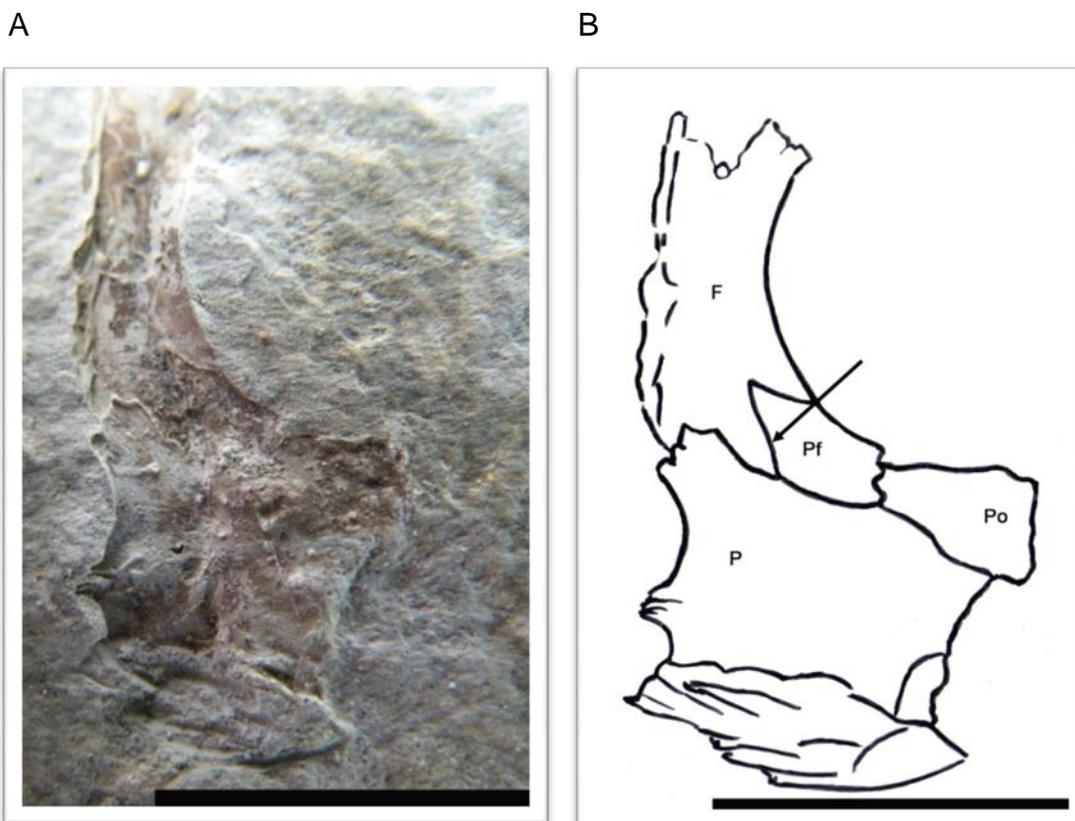


Fig. 4.4 - Fragmento de cráneo posterior presentando frontal con pequeño proceso posterior. A: fotografía de FC-DPV 2622 y B: dibujo esquemático del mismo, (como indica la flecha).

Lacrimal

Es un hueso ahusado anteriormente con su eje mayor en posición antero-posterior. Lo limitan el maxilar lateralmente y el nasal y prefrontal medialmente. En su extremo anterior una pequeña muesca contribuye a la formación del borde posterior del foramen narinale obturatum.

Forma el borde antero-lateral de la órbita, donde se observa un engrosamiento, como si existiera un doblez o estuviera superpuesto al prefrontal.

Esta superposición del lacrimal y prefrontal, podría corresponder a un efecto tafonómico, pero curiosamente, también se encuentra en FC-DPV 2534 (ver Fig. 4.5 y 4.6) y en otros especímenes estudiados (ver FC-DPV 2626 en fig. 2.1 E)

Postero-ventralmente presenta un proceso alargado y fino que contacta con el yugal. Este proceso se extiende casi tanto como la maxila con la que se relaciona con una sutura recta.

Los lacrimales en este espécimen se encuentran un poco más lateralizados que en las descripciones previas realizadas por von Huene (1941) y Modesto (2006), por lo que su contribución al borde anterior de la órbita es menor y este borde está formado casi enteramente por el prefrontal.

Prefrontal

Es un hueso de forma groseramente triangular, se encuentra formando parte del borde anterior y medial de la órbita, donde se observa un engrosamiento del mismo. Lateralmente, como fue previamente mencionado, este hueso se superpone al lacrimal, dicha superposición, de no ser tafonómica, podría brindarle cierta fortaleza a la región antero-orbital.

Contacta medialmente con el frontal y el nasal. En dirección anterior, se extiende en un proceso romo, sin llegar a formar parte del nof.

Del lado izquierdo de este espécimen, el prefrontal se encuentra desplazado y parcialmente superpuesto al frontal.

Postfrontal

El postfrontal es un hueso de aspecto ovalado y forma el borde postero-medial de la órbita. Al igual que el resto de los huesos que la conforman, también presenta un engrosamiento en el borde.

Se encuentra limitado postero-ventralmente por el postorbital, posteriormente por el parietal mediante una sutura algo sinuosa y antero medialmente por el frontal.

Yugal

El yugal de este espécimen tiene una configuración trirradiada como la observada en *Mesosaurus* por von Huene (1941).

Presenta un proceso anterior estrecho y puntiagudo, que contacta ventralmente con el maxilar y forma el borde lateral de la órbita. A partir de dicho punto y en dirección posterior, el yugal se ensancha en una bifurcación, pero a diferencia de lo definido por Huene (1941), quien describió ambas ramas igualmente finas, la rama ascendente es ancha y la posterior aparenta ser algo más fina. La rama ascendente contacta con el postorbital y se observa una pequeña muesca entre esta y la rama posterior, que podría corresponder al borde anterior de una ventana temporal.

Postorbital

Forma el borde orbital postero-lateralmente, contactando el postfrontal y el asta ascendente del yugal. En el borde posterior de la órbita se aprecian dos pliegues, que sugieren un engrosamiento del hueso en esa zona. Este borde posterior engrosado es comúnmente observado en otros amniotas basales (Romer, 1956). En la unión entre el postorbital y el yugal, en la órbita derecha del espécimen se observa una muesca, mientras que en la órbita izquierda, en ese mismo sitio se produce una ruptura y separación de ambos huesos. Esta misma condición es observada en FCDPV 2534 (ver Fig. 4.5 y 4.6) y en otros fragmentos de cráneo estudiados (ver además FC-DPV 2621 en fig. 2.3 A y FC-DPV 2635 en fig. 2.3 B).

En dirección postero-medial contacta con el parietal mediante una corta sutura recta y posteriormente lo hace con el escamosal mediante un proceso posterior. No se observa contacto con el supra-temporal.

Parietal

Tiene forma sub-cuadrangular, extendiéndose lateralmente hasta contactar el escamosal, característica que lo transforma en un hueso bastante más ancho que largo. Es por ende, el hueso más conspicuo de la tabla craneana, contactando casi todos los huesos de la misma, anteriormente lo hace con el frontal, mediante una sutura sinuosa que se extiende latero-medialmente, como ya fue descrito. Antero-lateralmente limita con el postfrontal y postorbital y postero-lateralmente con el escamosal. Posteriormente posee una muesca en la que aloja al supra-temporal y contacta con un pequeño y angosto tabular y un corto postparietal.

En la unión entre ambos parietales se encuentra el foramen parietal, en una posición cercana al punto medio de la sutura o levemente desplazado anteriormente, el cual presenta una forma oval o subcircular. Por delante del foramen la sutura parietal es simple, algo sinuosa, tenue y presenta curvas en forma de “S”. Posteriormente al foramen, dicha sutura es totalmente diferente, presentando un zigzag característico.

Postparietal

Este hueso no ha sido descrito previamente por otros autores (e.g. M McGregor, 1908; Oelofsen, 1981; Modesto, 1996, 1999, 2006) como formando parte de la tabla y dado que sólo se observa una pequeña porción del mismo, probablemente tenga su contribución mayor en la región occipital del cráneo.

Supratemporal

Se encuentra en el borde posterior de la tabla craneana y presenta una forma sub-redondeada u ovalada. Como fue mencionado, este hueso ocupa una concavidad profunda formada por el parietal y el escamosal, además presenta una característica superficie dorsal ligeramente abovedada.

Tabular

El tabular es un elemento en general ausente de la tabla craneana de los amniotas y contribuye mayoritariamente a la superficie occipital del cráneo. A través de los cráneos analizados, se pudo determinar que el tabular está presente en la tabla craneana en mesosáuridos (Fig. 4.2), aunque es un hueso muy pequeño y muchas veces pasa inadvertido. El mismo se encuentra delimitado por el parietal, el supratemporal y el escamosal.

Escamosal

Es un hueso relativamente grande y delgado, con un tipo de ornamentación consistente en crestas profundas delimitadas por bordes rectos y bien marcados, que lo diferencia de los demás huesos que lo rodean. En este ejemplar, esta ornamentación permite observar una superficie que se muestra como corrugada, al igual que en FC-DPV 2621 (Fig. 2.3 A).

Anteriormente, el escamosal contacta con el postorbital, medialmente con el parietal y el supratemporal y posteriormente se extiende hasta el borde de la tabla craneana donde limita con el tabular y el cuadrado, aunque en este ejemplar es difícil de observar la conexión con este último hueso. Lateralmente presenta un arco o zona faltante, que podría corresponder al borde de una fenestra temporal, pero es difícil de delimitar claramente, ya que esta zona no se encuentra muy bien preservada.

4.1.3 Morfología dentaria.

Entre los Mesosauridae, la sección circular u oval de los dientes ha sido sugerida como una característica que permite diferenciar a *Mesosaurus* de *Stereosternum* (Araújo, 1976). Los cuatro dientes preservados en FC-DPV 2061 presentan características similares: son bastante largos y finos, no pudiéndose apreciar si su sección transversal es de forma redondeada u oval o si terminan en una

punta ahusada o recurvada y solo uno de los dientes del maxilar izquierdo presenta algún grado de curvatura en la zona distal, un carácter distintivo de *Mesosaurus* y *Stereosternum*, pero que no se observa en *Brazilosaurus*.

Los dientes maxilares aparentan tener el mismo ancho en todo su largo, pero como fue mencionado, los extremos distales de los mismos no se hallan preservados. Todos parecen ser largos, delicados, casi aciculares y tienen una longitud equivalente a la de cuatro o cinco alveolos. El ancho de los alveolos se ha tomado como medida patrón, para poder realizar comparaciones con los demás ejemplares

Los dientes son básicamente homodontos, de forma cónica alargada sin ningún tipo de especialización visible. Los mismos tienen una implantación tecodonta, en alvéolos óseos profundos y relativamente grandes, excavados en forma de U. Dichos alveolos se hallan regularmente espaciados tanto en la premaxila como en la maxila y se encuentran separados unos de otros por una fina pared de hueso. No se observan evidencias de la existencia de una región caniniforme.

A través de la reducción del tamaño de los alvéolos en la zona posterior de la serie dentaria, se puede inferir que el tamaño de los dientes decrece posteriormente. No obstante, no se pudo precisar con certeza una organización o patrón de los dientes respecto al tamaño, en los individuos estudiados.

En la maxila izquierda se preservaron 17 alvéolos más o menos completos y los espacios en los que cabrían tres más de ellos. En la maxila derecha solo se observan 16 alvéolos, ya que la parte posterior de la misma se halla desplazada.

La premaxila izquierda presenta cuatro alvéolos y la derecha cinco, uno de los cuales conserva un diente.

Debido al escaso número de dientes conservados no se pudo determinar si todos ellos eran del mismo largo y grosor como en *Mesosaurus* o si presentan un patrón de dientes largos y cortos alternados como en *Stereosternum* (Modesto, 2006). No obstante, este último carácter es algo conflictivo por su probable relación con dientes de sustitución.

4.1.4 Ventana temporal

Con referencia a la ventana temporal, en FC-DPV 2061 no fue posible realizar una reconstrucción fidedigna de la misma, ya que solo se aprecia el postorbital ventralmente articulado con una porción de la rama ascendente del yugal y posteriormente con el escamosal, pero el resto de los huesos no se han preservado. No obstante, existen indicios de la presencia de una fenestra delimitada por los huesos antes mencionados por la morfología particular que ellos presentan. El escamosal desarrolla una muesca lateralmente, la cual también se observa en el yugal entre las ramas ascendente y posterior, pudiendo corresponder con el borde antero medial de una ventana temporal.

4.2 DESCRIPCION CRANEO FC-DPV 2534

4.2.1 Descripción general

FC-DPV 2534 (Figs. 4.5 y 4.10) es un molde de cráneo casi completo preservado como impresión en sedimento pelítico muy fino. Consta de parte y contraparte, las cuales no son coincidentes debido a una fractura reciente en una de ellas. Por tanto, la contraparte es un poco más larga que la parte, pues ha conservado una porción del hueso premaxilar. Además, este ejemplar preserva los huesos vómer, palatino y pterigoides correspondientes a la zona palatal.

4.2.2 Cráneo: descripción anatómica

El cráneo es elongado antero-posteriormente, muestra una caja craneana corta, órbitas grandes y narinas bastante retrasadas, a corta distancia de los ojos. Este espécimen, al igual que el anteriormente descrito, no preserva la zona anterior del hocico, así como tampoco se han conservado dientes en los alvéolos, los cuales se

presentan excavados en forma de U y con las mismas características que FC-DPV 2061 (Fig. 4.1).

Ambos moldes de parte y contraparte muestran zonas donde aún se conservan restos del hueso original en forma de una delgada película resquebrajada, lo que sugiere que la mayoría de los huesos de la tabla craneana eran muy delgados. Los remanentes de huesos y también algunas áreas preservadas como impresiones, se encuentran muy craquelados, lo que dificulta sobremanera poder diferenciar suturas de fracturas o bordes de huesos.

FC-DPV 2534 a (parte, fig. 4.5), muestra la anatomía externa de la tabla craneana, mientras que en FC-DPV 2534 b (contraparte, fig. 4.10), se han preservado huesos del paladar. Estas diferencias son posiblemente debidas a que en el momento del hallazgo y al partir la roca, el cráneo se fracturó en una superficie intermedia horizontalmente desfasada, de forma tal que se pueden observar fragmentos del vómer, palatino y pterigoides en la parte anterior del cráneo, mientras que en la zona posterior se distinguen las impresiones que los mismos dejaron en los huesos de la tabla craneana y en el sedimento.

Se describirán **FC-DPV 2534 a** (parte) y **FC-DPV 2534 b** (contraparte) por separado, ya que como dijimos, presentan características y huesos diferentes.

4.2.3 FC-DPV 2534 a (parte) vista dorsal.

Si se comparan FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) y FC-DPV 2534 a (Fig. 4.5), a simple vista parecen ser moldes de cráneos muy diferentes, ya que el primero presenta una superficie lisa, muy suave y con muy poco relieve, mientras que FC-DPV 2534 a impresiona como un cráneo robusto, con relieves, suturas, fracturas y una fina película de hueso cubriendo algunas áreas. Sin embargo, con un estudio más detallado bajo lupa binocular se observa que a grandes rasgos los huesos que forman la tabla craneana presentan formas, características y contactos similares a los de FC-DPV 2061, con la salvedad de que en este ejemplar, la parte del hocico faltante comprende la zona anterior del nasal y toda la pre-maxila y no ha conservado dientes en los alvéolos maxilares.

No obstante, a diferencia de FC-DPV 2061, la zona temporal izquierda está mucho mejor preservada, lo que ha permitido realizar una reconstrucción bastante fidedigna de la misma.

Se describirán el frontal, que presenta morfotipos diferentes en parte y contraparte y los huesos del área temporal, ya que son los que a diferencia de FC-DPV 2061, se encuentran más completos, el resto de los huesos de la tabla craneana, como dijimos previamente presentan formas y contactos similares en ambos cráneos (ver figs. 4.2 y 4.6).



Fig.4.5 - Fotografía del ejemplar FC-DPV 2534 a, cráneo en vista dorsal mostrando la morfología de los huesos de la superficie dorsal del mismo.

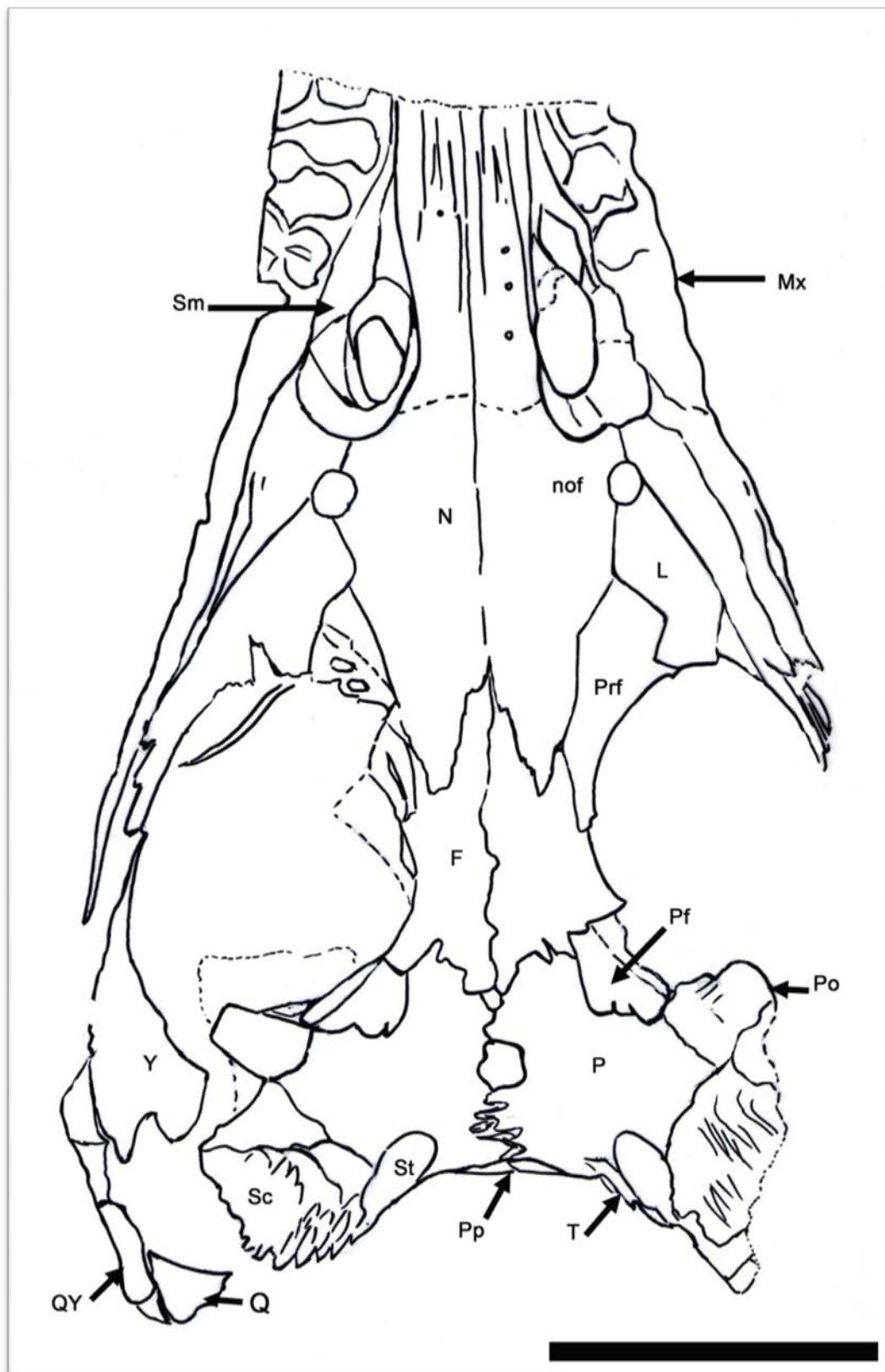
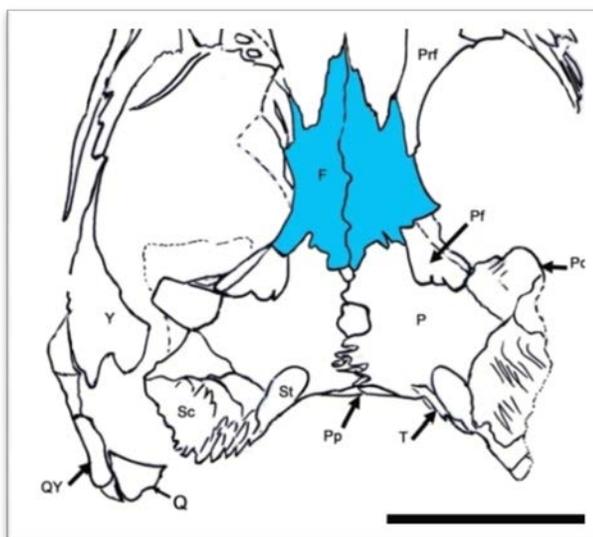


Fig.4.6 - Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 a mostrando la morfología de los huesos de la superficie dorsal del cráneo.

El frontal de FC-DPV 2534 presenta los mismos contactos que FC-DPC 2061, pero presenta dos morfotipos diferentes, en **FC-DPV 2534 a** (Fig. 4.7 A) no se observa proceso posterior o postero-lateral, al igual que en FC-DPV 2627 (ver además Fig. 4.8), mientras que en **FC-DPV 2534 b** se aprecia un pequeño proceso posterior (Fig. 4.5 B). Esto posiblemente sea debido a la preservación de una vista dorsal y ventral superpuestas del mismo hueso.

A



B

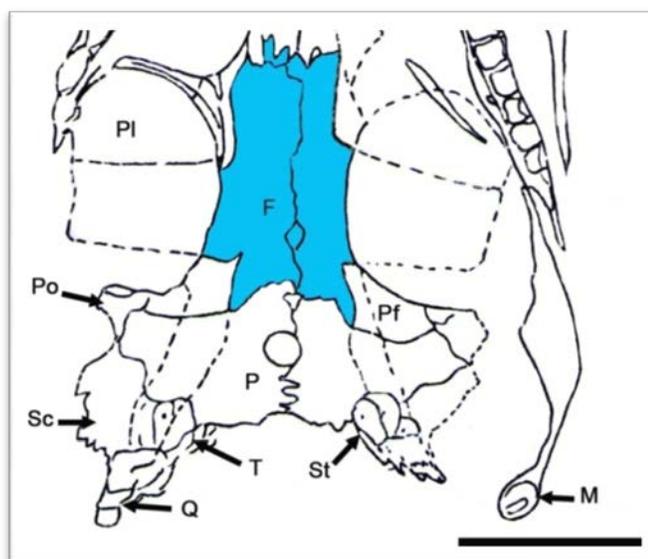
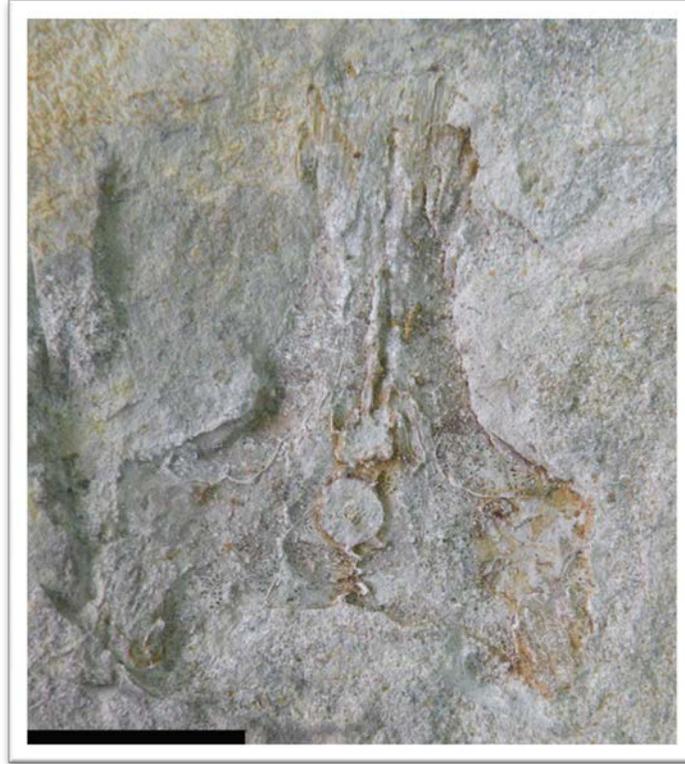


Fig. 4.7 - FC-DPV 2534 presentando dos morfotipos de frontal diferentes, A: FC-DPV 2534 a en norma dorsal, donde no se advierte proceso posterior o postero-lateral y B: FC-DPV 2534 b en una vista ventral de la tabla craneana, con un pequeño proceso posterior.

A



B

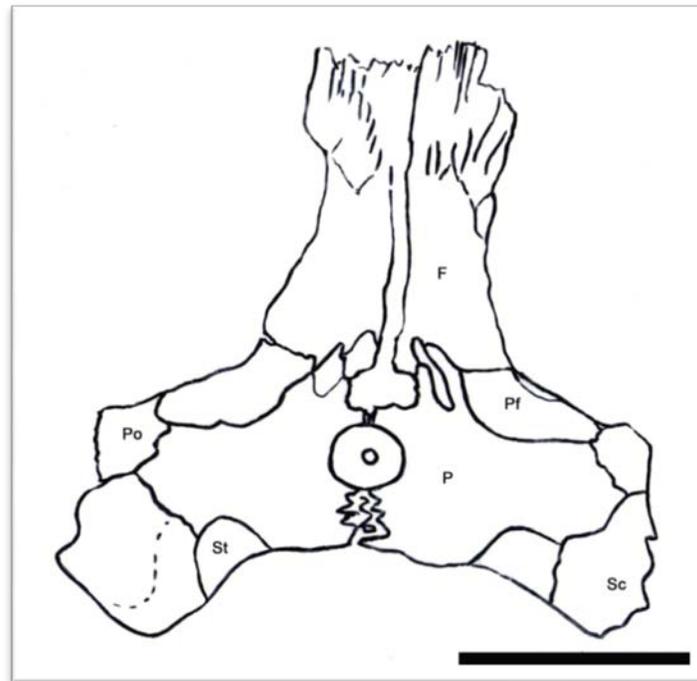


Fig. 4.8 - A: FCD-PV 2627, fragmento de cráneo posterior que incluye frontal en el que no se observa proceso posterior o postero lateral B: dibujo esquemático de FC-DPV 2627.

El **escamosal** no presenta diferencias con referencia a su forma y ubicación, salvo que se distingue claramente una ornamentación de radios engrosados en la superficie, que lo diferencian de los otros huesos que lo rodean, algo que era difícil de distinguir en FC-DPV 2061 (Fig. 4.1), el que presentaba una superficie corrugada con poco relieve. También se observa una muesca ventral que contribuye a la formación del borde de la ventana temporal.

El **yugal** presenta características similares a las mencionadas en el ejemplar previamente descrito: es un hueso trirradiado con una prolongación anterior y dos ramas posteriores (ver Fig. 4.10 y 4.11 y además FC-DPV 2652 fig. 2.3 D), una ascendente que se muestra ancha y robusta y una posterior más delgada. Este hueso se preservó de manera más completa que en FC-DPV 2061, lo que ha permitido una mejor reconstrucción del área temporal.

También se aprecia el **cuadrado-yugal** (Fig. 4.10 y 4.11), el cual es un hueso alargado que forma el margen postero-ventral de la mejilla y aparenta ser menos robusto que el cuadrado que se encuentra a su lado.

Al igual que lo indicado por Modesto (2006), no hay evidencia de que el cuadrado-yugal contacte la maxila, ni que se extienda más allá del borde posterior de la órbita.

Desde una vista dorsal, como la que tenemos en este espécimen, solo se observa una pequeña porción del **cuadrado** (Fig. 4.10 y 4.11), es un hueso más robusto que los anteriores. Limita con el escamosal y ventralmente lo hace con el cuadrado-yugal.

4.2.3.1 Fenestra Temporal

El hecho de que **FC-DPV 2534** sea un molde natural, original y que haya preservado una parte importante de la zona temporal en su posición anatómica correcta, con un desplazamiento mínimo de los huesos que la conforman, ha permitido realizar una serie de reconstrucciones bastante fidedignas de dicha zona.

Dependiendo de la reconstrucción que se tome en cuenta la contribución del postorbital al borde de la abertura, varía desde no tener contacto a ser una parte importante del mismo. Esta variación en la contribución del postorbital al borde de la ventana presenta dudas puesto que el yugal y el cuadrado-yugal se encuentran algo desplazados de su posición anatómica correcta. Por este motivo se realizaron varias reconstrucciones, con diferentes posiciones de los mismos y con mayor o menor participación del postorbital.

Las reconstrucciones realizadas en base a estos nuevos hallazgos, permiten sostener que FC-DPV 2534 poseía una fenestra temporal en una posición inferior y esta se encuentra delimitada por tres, cuatro o cinco huesos, (Fig. 4.9 A, B, C y D).

De dichas reconstrucciones, se eligió como la más probable, la que presenta una ventana de tipo sinápsida delimitada por: escamosal, cuadrado-yugal, yugal y postorbital (ver fig. 4.9 D). El borde medial lo forma el escamosal, el postero-ventral el cuadrado-yugal, el ventral la rama posterior del yugal y el borde anterior la rama ascendente de este último que contacta con el postorbital. Esta configuración es similar a la encontrada por Huene (1941) en *Mesosaurus*. Inclusive, esta ventana hasta podría ser mayor que la propuesta por Piñeiro (2002), en la que se consideraba la existencia de una pequeña abertura en esa zona del cráneo, aunque su delimitación no fue establecida con claridad

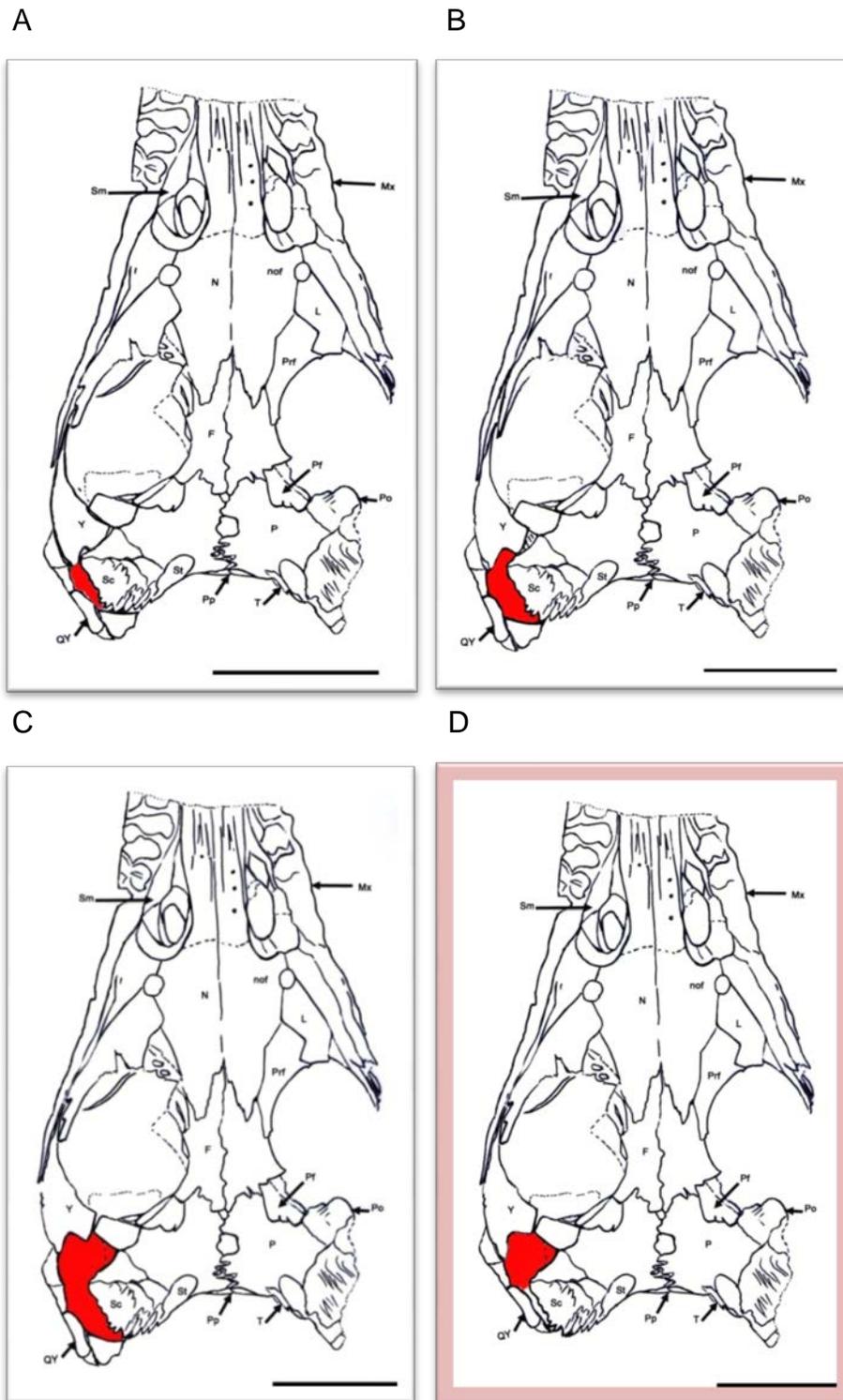


Fig. 4.9 - Selección de reconstrucciones de la zona temporal del cráneo de FC-DPV 2534 a, con una pequeña ventana inferior formada por: A: escamosal, cuadrado-yugal y rama posterior del yugal, B: ventana formada por escamosal, cuadrado, cuadrado-yugal y ramas transversa y posterior del yugal, C: ventana formada por escamosal, cuadrado, cuadrado-yugal, ramas posterior y transversa del yugal y postorbital, D: ventana de tipo sinápsida delimitada por: escamosal, cuadrado-yugal, ramas posterior y transversa del yugal y postorbital.

4.2.4 Descripción FC-DPV 2534 b (contraparte), vista palatal.

FC-DPV 2534 b, (ver figs.4.10 y 4.11) ha sido un espécimen de difícil estudio, ya que en primera instancia las suturas y contornos de huesos que presenta no se corresponden con las de FC-DPV 2534 a, ni con descripciones previas de otros autores. Las pre-maxilas y los nasales lucen acanalados y con relieve, con una quilla mediana que se continúa a lo largo del nasal prácticamente hasta los frontales, en una ubicación en la que debería estar la sutura medial plana del nasal. Estas estructuras, sumamente fracturadas, requirieron de varias sesiones fotográficas y una cantidad apreciable de dibujos para entender lo que teníamos ante nosotros. Luego de un detenido y exhaustivo estudio, nos dimos cuenta que estas estructuras no se correspondían con los huesos de la tabla craneana, sino que eran huesos palatales que se hallaban superpuestos a los de la tabla craneana, pero que a su vez se encontraban en su posición anatómica original.



Fig. 4.10 – Fotografía del ejemplar FC-DPV 2534 b vista de los huesos palatales superpuestos a los de la tabla craneana.

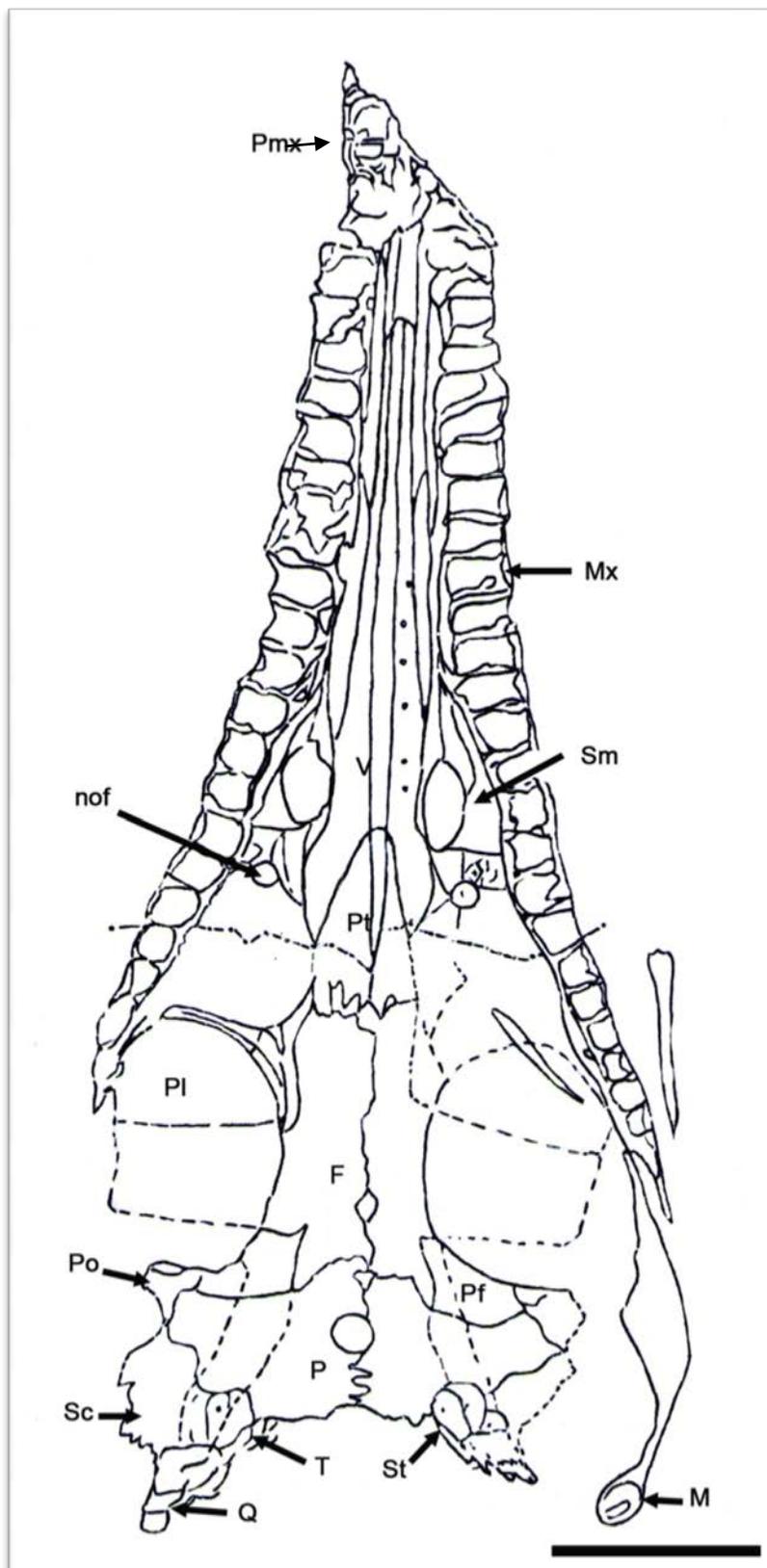


Fig. 4.11 - Dibujo esquemático de FC-DPV 2534 b mostrando la morfología de varios huesos de la tabla craneana superpuestos al pterigoides y palatino (ambos con trazo discontinuo) y vómer.

En **FC-DPV 2534 b** se encuentra presente la porción posterior de la **pre-maxila** (Fig. 4.10 y 4.11) a diferencia de FC-DPV 2534 a en la que falta totalmente. Los alvéolos de la premaxila se hallan superpuestos a los de la mandíbula, cosa que no sucede en la maxila, en la que estos se observan nítidamente. Debido a esta superposición de los alvéolos resulta dificultoso saber cuántos de ellos se preservaron, ya que se encuentran fusionados entre sí, pudiéndose contar 3-4 del lado derecho y 5-6 del lado izquierdo.

La estructura que en un principio había sido considerada como un nasal plegado, fracturado y muy diferente de lo observado en **FC-DPV 2534 a**, se identifica ahora como correspondiente a los **vómeres** (Fig. 4.12 en color rojo), que se encuentran separados por la rama palatal muy fina del pterigoides y limitan las coanas medialmente. Son huesos alargados y solo lo suficientemente anchos como para acomodar una hilera de dientes pequeños y cónicos, alcanzando el borde antero-lateral del pterigoides, donde se curva lateralmente y se superpone al palatino y al proceso anterior del pterigoides (Fig. 4.12).

Los vómeres presentan una serie de fracturas horizontales paralelas, que forman un cuadrículado a lo largo de los mismos y entre ellas se distinguen seis pequeños hoyos que corresponden a los alvéolos de los dientes vomerianos (Fig. 4.10).

En una posición posterior al vómer, se encuentra parte de la porción anterior más ancha de la rama palatal del **pterigoides** (Fig. 4.12 en color verde), esta es relativamente angosta, se observan las siluetas de las ramas transversas sobre el sedimento, que se extienden lateralmente y los contornos de las ramas cuadradas que se encuentran en sentido antero-posterior oblicuo en dirección al cuadrado, esta descripción es coincidente con la realizada por von Huene (1941). Este efecto tafonómico es posiblemente debido a que las ramas cuadradas del pterigoides más robustas, al ejercer presión, deformaron los huesos delicados y finos de la parietalia, los supratemporales y parte de los escamosales, generando dos juegos de fracturas profundas que se destacan de las demás del entorno, preservando el contorno de las mismas (Fig. 4.12 en color verde).

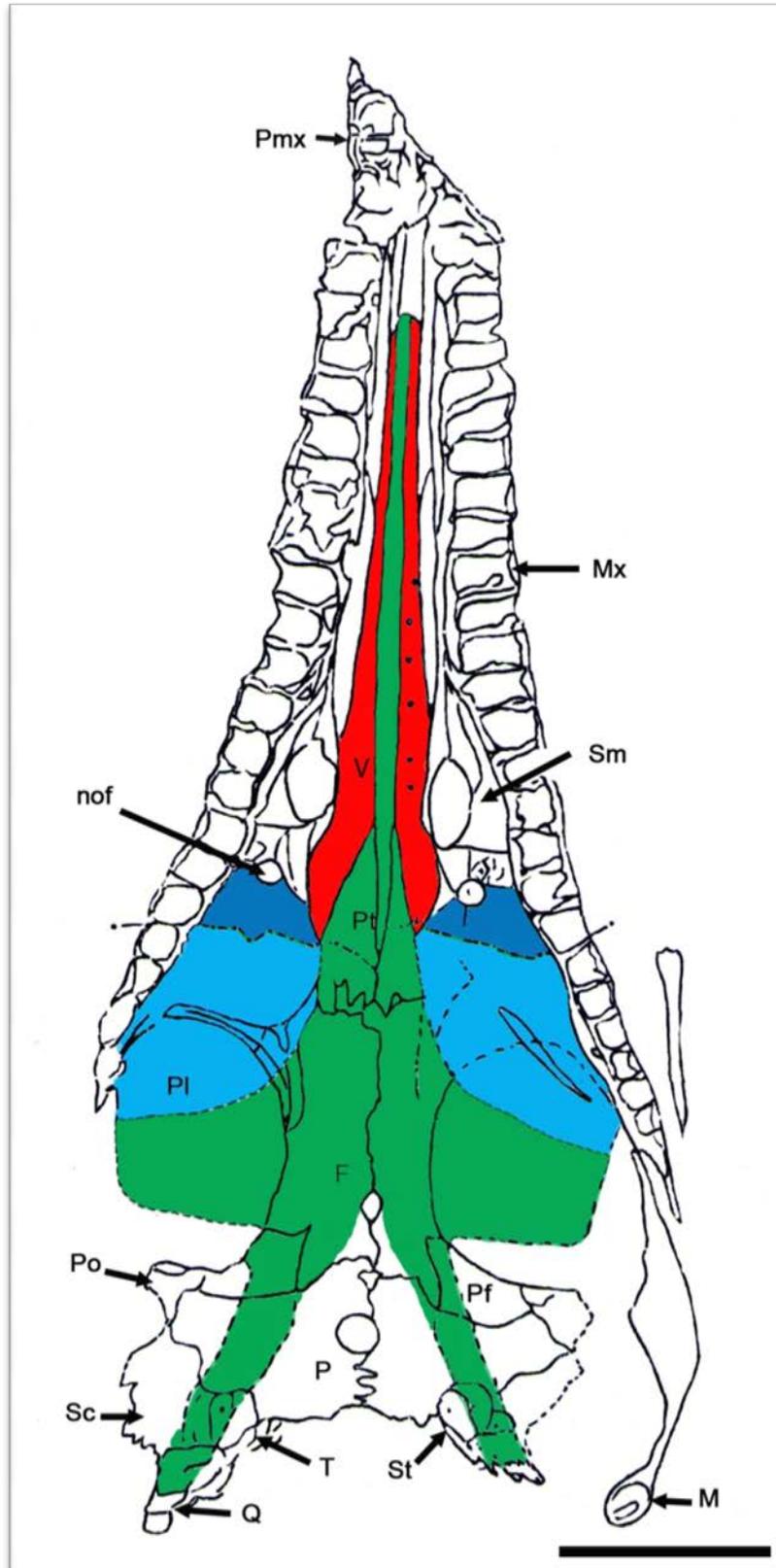


Fig. 4.12 - FC-DPV 2534 b, identificación de los huesos palatales: en rojo el vómer, en celeste impresión sobre el sedimento del palatino, en azul restos de palatino y en verde el pterigoides.

No se observan dientes en ninguno de los tres sectores en que se divide el pterigoides, pero hay que considerar que este presenta un patrón de preservación bastante inusual: parte de hueso, parte de silueta sobre sedimento y parte de contornos superpuestos a los huesos de la tabla craneana. Los dientes pterigoideos se pueden observar en FC-DPV 2654 (Fig. 2.4 C) y FC-DPV 2633 (Fig. 2.4 E), como ha sido indicado previamente por Piñeiro (2002, 2004).

Del lado izquierdo de la zona temporal de **FC-DPV 2534 b**, se observa una porción del hueso **cuadrado** ubicado posteriormente al escamosal y en contacto con la rama cuadrada del pterigoides.

Así mismo, se ha conservado la silueta de parte del **palatino** sobre el sedimento, en áreas donde no se ha preservado el hueso (ver fig. 4.12 en color celeste). Esta silueta lo presenta como un hueso ancho y plano, que se extiende lateralmente desde la maxila hasta la porción anterior del pterigoides, por delante de la rama transversa del mismo, contactando anteriormente con el vómer. La única parte del hueso palatino que sí se ha preservado, son dos pequeñas porciones anteriores que alcanzan el nof (ver fig. 4.12 en color azul). No se aprecian dientes palatales, pero hay que señalar que solo se conservó la silueta de algunos de los elementos que forman el mismo.

La zona de fractura que permite visualizar en un mismo plano la superficie dorsal y la palatal, se encuentra a mitad de recorrido entre las órbitas y las narinas, donde se preserva hueso del palatino. Sobre el pterigoides por ejemplo, el estudio realizado bajo un mayor aumento, mostró que se preservaron dos planos distintos superpuestos. Uno superior, que es la vista palatal del cráneo, donde el hueso está muy fracturado y uno inferior con menor relieve donde se observa el frontal y el resto de la tabla craneana, deformada por el pterigoides (ver fig. 4.10).

4.3 Descripción general de los cráneos FCD-PV 2636 y FC-DPV 2318.

Los ejemplares FCD-PV 2636 (Figs. 4.13 y 4.14) y FC-DPV 2318 (Fig. 5.4 A y B), fueron hallados en el mismo yacimiento que FC-DPV 2061 y FC-DPV 2534.

FCD-PV 2636 a pesar de presentar un buen estado general de conservación, en primera instancia fue muy difícil obtener caracteres diagnósticos de los mismos, salvo los más evidentes como son la forma globular del cráneo, grandes órbitas, hocico alargado. En un estudio posterior utilizando la lupa con un mayor aumento se pudieron visualizar: los contornos de la septomaxila, el borde anterior del nasal, la sutura del lacrimal y el nasal, el nof y la sutura del postfrontal con el parietal. Asimismo se preservaron las relaciones del frontal con el nasal y fundamentalmente la sutura de este con el parietal, donde no se observa proceso posterior o posterolateral (Fig. 4.13). Estos caracteres y otros, como el largo de los dos dientes que preserva y la forma de los alvéolos se resumen en la Tabla 4.1, realizada con fines estadísticos.

En el caso de FC-DPV 2318, fue aun mas difícil obtener algún carácter diagnóstico, solo se pudo obtener la forma general del cráneo, medir el largo de los dientes y la forma de los alveolos, además de tener una aproximación de la forma de la premaxila, maxila, nasal y frontal.

Esta pérdida de información es en parte debida al tipo de sedimento en que se encuentran, que no permitió la preservación de los contornos de los huesos y sus relaciones y en parte a la capa de cyanoacrilato que los cubre, siendo esto último más evidente en FC-DPV 2318 (Fig. 5.4 A y B).

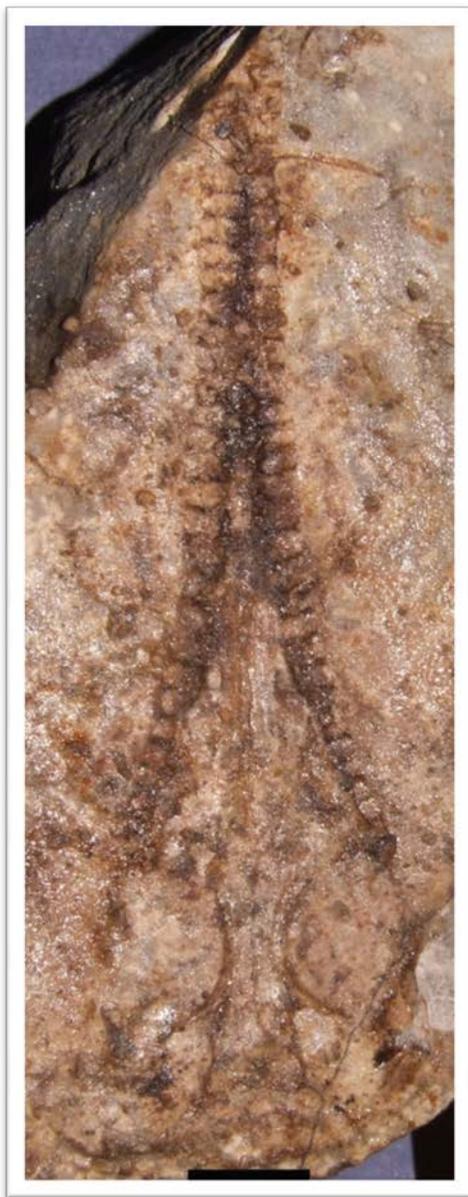


Fig. 4.13 Fotografía de FC-DPV 2636, cráneo casi completo en vista dorsal.

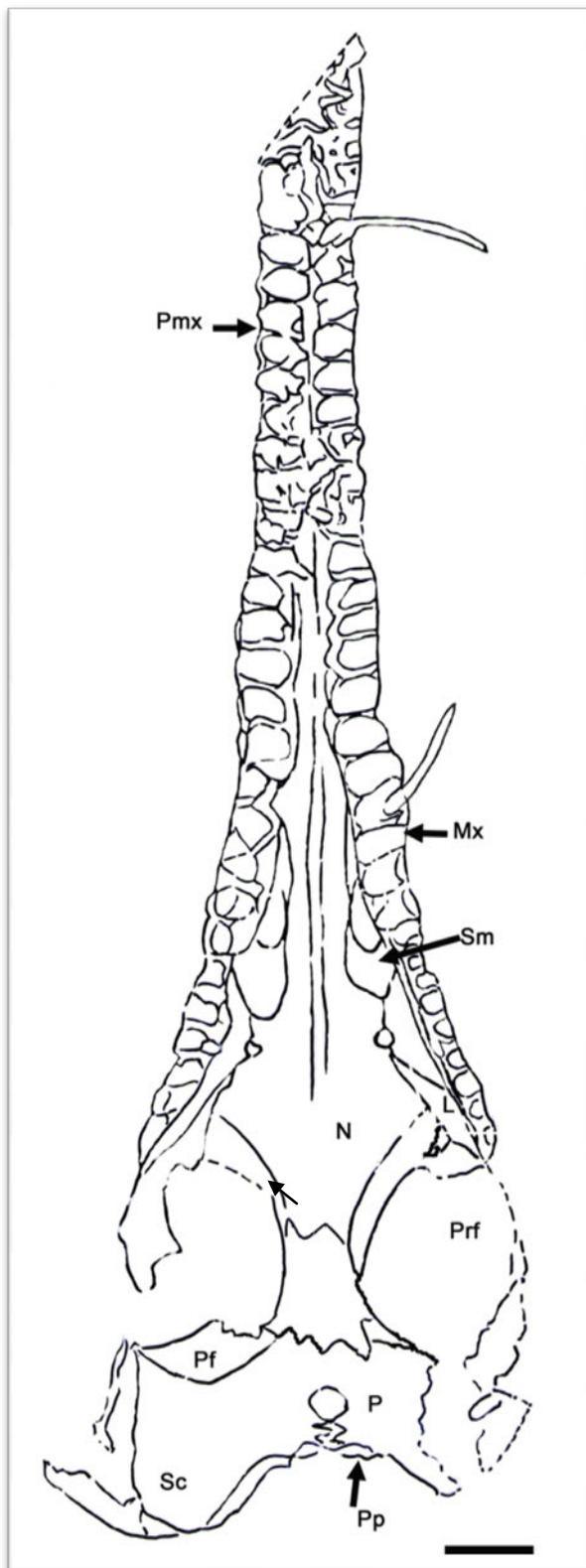


Fig. 4.14 - Dibujo esquemático de FC-DPV 2636 en vista dorsal.

En la tabla 4.1 se resumen con fines estadísticos los estados de los caracteres descriptivos y óseos hallados en FC-DPV 2636 y FC-DPV 2318, los que serán utilizados posteriormente en la discusión.

	FC-DPV 2636	FC-DPV 2318
Cráneo + cuello = 1	¿?	¿?
Hocico		
Mandíbula	¿?	Recurvada
Foramen parietal	¿?	
Morfología Dientes		
Largo	Largos >5	Largos >5 y cortos
Corte transversal	¿?	¿?
Extremo distal dientes	Rectos	Recurvados y rectos
Alveolos	En U	En U
Cráneo	Globular	Globular
Procumbencia	¿?	¿?
Descripción general		
Premaxila	Idem FC-DPV 2061	Idem FC-DPV 2061
Maxila	Idem FC-DPV 2061	Idem FC-DPV 2061
Septomaxila	Idem FC-DPV 2061	¿?
Nasal	Idem FC-DPV 2061	Idem FC-DPV 2061
Frontal	Idem FC-DPV 2061	Idem FC-DPV 2061
Nof	Idem FC-DPV 2061	¿?
Lacrimonal	Idem FC-DPV 2061	¿?
Prefrontal	¿?	¿?
Posfrontal	Idem FC-DPV 2061	¿?
Jugal	¿?	¿?
Postorbital	¿?	¿?
Parietal	Idem FC-DPV 2061	¿?
Postparietal	Idem FC-DPV 2061	¿?
Supratemporal	¿?	¿?
Tabular	¿?	¿?
Escamosal	¿?	¿?

Tabla 4.1 – Resumen de los caracteres descriptivos y óseos que se observan en FC-DPV 2636 y FC-DPV 2318.

5 – TAFONOMIA. NUEVA SUBCLASE TAFONOMICA

5-1 Antecedentes

5.1.1 Tafonomía de los Mesosáuridos

Los primeros trabajos tafonómicos realizados sobre mesosáuridos en Sudamérica fueron llevados a cabo por Lavina et al. (1989), en niveles calcáreos de la Formación Iratí. En dicho estudio se halló que los especímenes presentaban diferentes grados de desarticulación, que iban desde esqueletos completos con cráneo incluido, hasta huesos aislados, fragmentados y desgastados. También se observaba que los esqueletos habían sido sometidos a erosión, retrabajamiento y redepositación, componiendo distintas clases tafonómicas. Este espectro tan variado de formas de preservación, sugiere que hubo una compleja historia tafonómica (Lavina, 1991).

Posteriormente, Soares (1996, 2003), propuso un modelo de mar somero, que explica los procesos tafonómicos y los de las tafofacies generadas, integrando la evidencia sedimentológica (análisis de facies) y la tafonómica. De esta manera, en teoría, es posible relacionar patrones de preservación fosilíferos con parámetros paleo-ambientales para comprender la historia tafonómica y la generación de las distintas tafofacies.

Para el modelo de clases tafonómicas, Soares (1996, 2003), analizó tres tipos de facies o sucesiones que contenían restos de mesosáuridos (turbiditas carbonáticas, tempestitas carbonáticas y esquistos bituminosos y no bituminosos). Encontró que los fósiles presentaban distintos niveles de preservación y desarticulación y propuso tres clases tafonómicas de acuerdo al estado de conservación y la proporción de esqueleto de cada ejemplar.

Clase I: Esqueletos articulados completos.

Clase II: Esqueletos parcialmente articulados.

Clase III: Huesos desarticulados: donde se diferencian dos subclases.

-Clase IIIA. Huesos aislados completos.

-Clase IIIB. Huesos aislados fragmentados o erosionados.

Estas tres clases se encuentran relacionadas y pueden encontrarse simultáneamente en el mismo nivel o yacimiento (ver fig. 5.1).

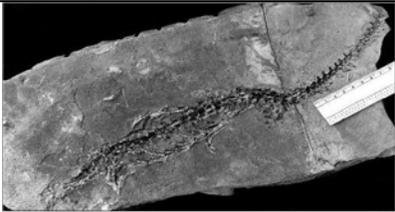
<p>CLASE I</p> <p>Esqueletos Articulados</p>		<p>Se observa una articulación total</p>
<p>CLASE II</p> <p>Esqueletos Parcialmente Articulados</p>		<p>Presentan partes articuladas, pero también huesos removidos</p>
<p>CLASE III</p> <p>Huesos Aislados</p>		<p>Huesos totalmente desarticulados de la clase IIIA y/o clase IIIB</p>

Figura 5.1. Clases tafonómicas establecidas para los diferentes grados de preservación de los mesosáuridos de la Formación Iratí (Brasil). Fuente: Modificado de Soares (2003).

Este modelo es aplicable al tipo de preservación hallado en los depósitos pérmicos equivalentes de Sudáfrica (Oelofsen, 1981), Paraguay y en parte puede explicar el patrón hallado en Uruguay (Piñeiro, 2006, 2008).

5.1.2 Tafofacies de los mesosáuridos.

Las clases y subclases tafonómicas fueron agrupadas a su vez en tres tafofacies, basándose en las propiedades preservacionales que estas exhibían y el tipo de sedimento en que se hallaban.

Tafofacies 1. Presenta especímenes de la clase II y de las clases IIIA y IIIB, preservados en tempestitas proximales carbonáticas, correspondientes a un ambiente poco profundo con turbulencia.

Tafofacies 2. Se preservan especímenes de todas las clases: I, II, IIIA y IIIB, en turbiditas carbonáticas distales, por debajo del nivel de acción de las olas. Al encontrarse las tres clases juntas, sugiere que los efectos del oleaje podían variar de muy intenso a no tener casi efecto erosivo sobre los sedimentos.

Tafofacies 3. La mayoría de los fósiles en esta tafofacies corresponden a la clase tafonómica I y una menor cantidad pertenecen a la clase IIIA. Se hallan en facies pelíticas, en una región de la cuenca más profunda donde la perturbación del fondo es casi nula.

5.1.3 Tafonomía de los Mesosáuridos en la Formación Mangrullo de Uruguay.

Al realizar un estudio tafonómico de los diferentes niveles fosilíferos, Piñeiro (2002), estableció criterios tafonómicos referentes al estado de preservación de los mesosáuridos en la Formación Mangrullo de Uruguay y a su entorno geológico. En dicho trabajo compara los niveles portadores de restos de Mesosauridae, registra las distintas modalidades de preservación de los mismos y propone sub-clases más detalladas, para las clases II y III previamente establecidas por Soares (1996, 2003).

I - Individuos completos.

II - Individuos articulados casi completos, preservando preferentemente la zona dorsal, sacral y caudal anterior del esqueleto.

b) II - Segmentos de las distintas zonas del esqueleto axial, asociados o no con huesos de las extremidades.

c) III – Paquetes de huesos desarticulados (bone beds), con aparente predominio de vértebras y costillas.

d) III - Huesos aislados, estando presentes casi todos los elementos del esqueleto, (Piñeiro 2002).

La diferencia en las subclases III A y III B de la clasificación de Soares (1996, 2003) y c III y d III de la clasificación de Piñeiro (2002), estaría dada porque la primera autora se basa en que los huesos están completos o fragmentados y la segunda en que sean bioclasto-soportados (formando bone beds) o matriz-soportado (huesos aislados). (Ver fig. 5.2).

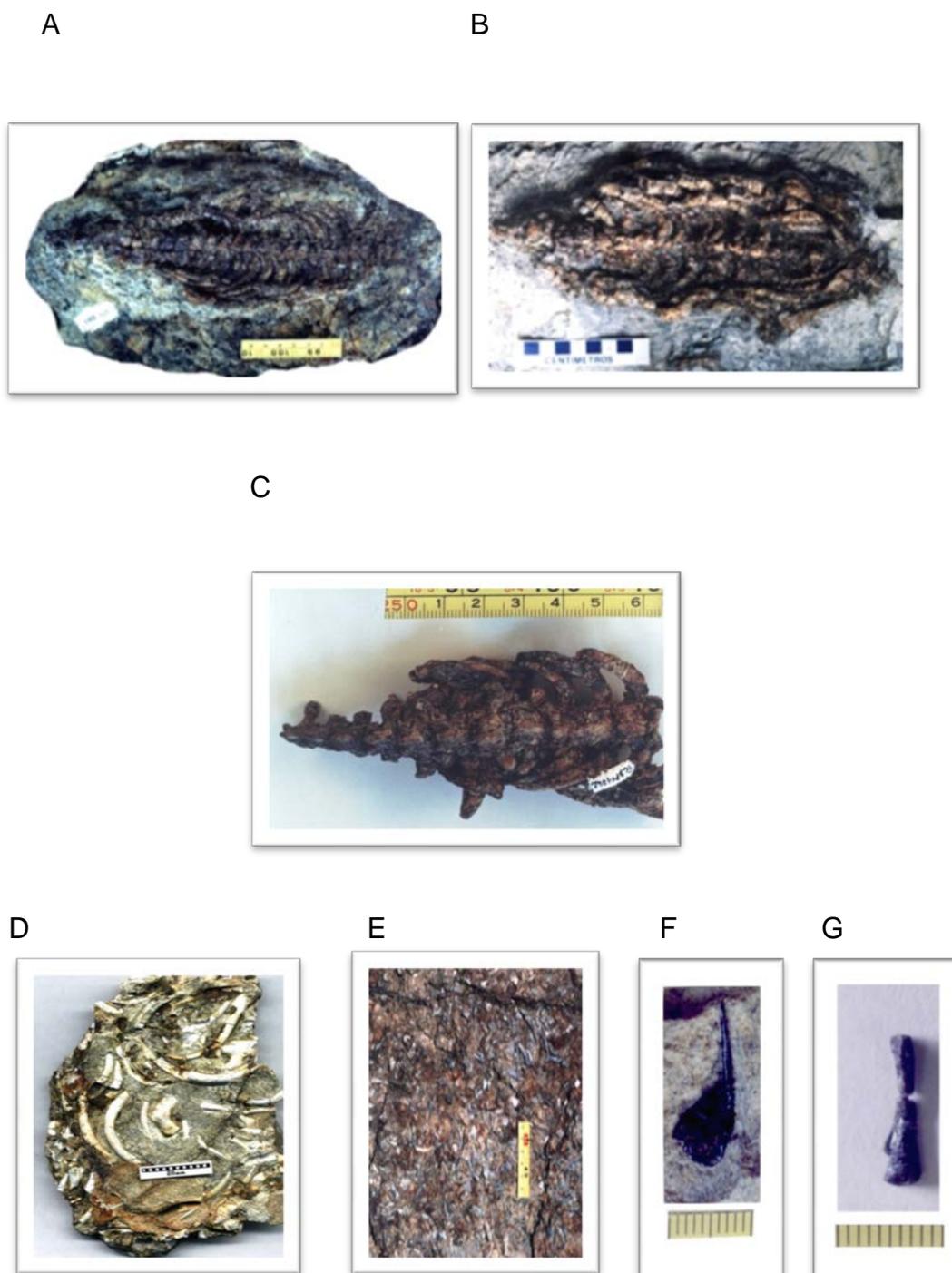


Figura 5.2 - Clases tafonómicas para los diferentes grados de preservación de los mesosáuridos de Uruguay

A y B - CLASE II - Individuos articulados casi completos, preservando preferentemente la zona dorsal, sacral y caudal anterior del esqueleto.

C - SUBCLASE b II - Segmentos de las distintas zonas del esqueleto axial, asociados o no con huesos de las extremidades.

D y E SUBCLASE c III – Paquetes de huesos desarticulados (bone beds), con aparente predominio de vértebras y costillas.

F y G SUBCLASE d III - Huesos aislados, estando presentes casi todos los elementos del esqueleto, (Modificado de Piñeiro 2002).

Más recientemente Piñeiro (2008), realizó un relevamiento geopaleontológico más detallado de los afloramientos de la Formación Mangrullo, aportando nueva información que permitió establecer modalidades de preservación algo diferentes a las mencionadas anteriormente en Piñeiro (2002).

I - individuos completos

II - individuos articulados, preservando preferentemente la zona dorsal, sacral y caudal anterior del esqueleto axial, con costillas, cinturas y elementos proximales de los miembros (húmero y fémur) asociados.

b) III - en forma de paquetes de huesos desarticulados, Estos paquetes pueden diferenciarse en “bone beds” y “lentes” (conjuntos de huesos formando zonas delimitadas y discontinuas).

c) III - como huesos aislados y esporádicos.

d) III - en forma de moldes, bajo esta última modalidad se registraron costillas, vértebras y otros huesos del esqueleto postcraneano.

Esta nueva clasificación realizada por Piñeiro (2008), salvo la subclase **d III** en forma de moldes, permitió establecer modalidades de preservación algo diferentes a las de Piñeiro (2002) y que se acercan más a lo que ocurre en depósitos contemporáneos de Brasil (Soares & Araújo, 1997; Soares, 1996, 2003) y de Sudáfrica (Oelofsen, 1981).

5.2 Tafonomía de los mesosáuridos en la Formación Mangrullo de Uruguay, en la localidad estudiada.

Durante las prospecciones realizadas por la Dra. Piñeiro, en uno de los afloramientos de la Formación Mangrullo, se descubrieron numerosos fósiles de mesosáuridos, muchos de los cuales se encuentran en excelente estado de preservación.

Hasta ese momento, dicho yacimiento era considerado pequeño, en parte cubierto por las aguas del río y en parte por la vegetación.

Este presenta una sucesión caracterizada por pelitas negras en la base, seguidas de un paquete de calizas arenosas, culminando con esquistos piro-bituminosos y niveles limo-arcillosos no bituminosos, mostrando una coloración marrón-rojiza, asociada probablemente con una exposición subaérea, (ver fig. 5.3).

Los trabajos de prospección llevados a cabo en dicho sitio, han redimensionado el tamaño y potencial de este yacimiento en cuanto a su rendimiento fosilífero, ya que han sido excavados una importante cantidad de especímenes, no solo de vertebrados como los mesosáuridos, sino también de invertebrados Pygocephalomorpha y del icnogénero *Chondrites*, muchos de ellos en buen estado de conservación (Piñeiro, 2008; Piñeiro et al., en prensa).

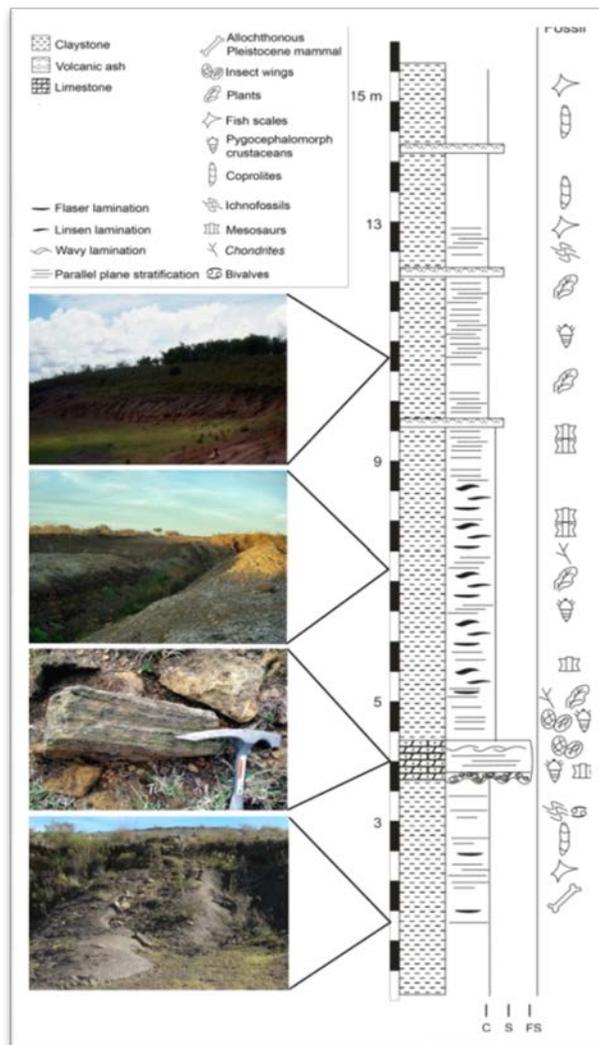


Fig. 5.3 - Columna estratigráfica de la Formación Mangrullo (modificado de Piñeiro et al., en prensa).

Es en este yacimiento que se han encontrado por primera vez en Uruguay moldes de cráneos aislados completos o casi completos, muy bien preservados, los que no se ajustan a las clases y subclases previamente establecidas por Soares (1996, 2003) o Piñeiro (2002, 2008). Además, bajo esta modalidad de preservación, se han registrado desde esqueletos completos (ver FC-DPV 2318 en fig. 5.4), pasando por diferentes grados de desarticulación (ver FC-DPV 1499, FC-DPV 2637, FC-DPV 2638 en fig. 5.6 A, B y C), hasta huesos en bone-beds o aislados (ver FC-DPV 2639 en fig. 5.7 A y FC-DPV 2644 en fig. 5.8 A), pertenecientes a las demás clases y subclases tafonómicas previamente definidas.

5.3 Nueva subclase tafonómica.

Debido al hallazgo de esta nueva modalidad de preservación, se propone una nueva subclase tafonómica. La misma consta de moldes de cráneos de mesosáuridos aislados, completos o casi completos en buen estado de conservación, mostrando los huesos en su posición anatómica correcta o levemente desplazados de la misma. Es de destacar, que si bien han sido hallados cráneos completos previamente, ya sean asociados al esqueleto postcraneano o aislados, en las formaciones coetáneas de Brasil y del sur de África, hasta el momento, ninguno de ellos es comparable con los hallados en Uruguay, en cuanto al grado de preservación de los detalles de los huesos de la tabla craneana, suturas y sus relaciones (ver MN 1181, MN 1182, MN 2208, MN 5229 en fig. 2.5 C, D, F y E).

5.3.1 Moldes aislados de cráneos completos o casi completos:

Subclase I a.

El principal parámetro utilizado para definir en qué clase colocar los moldes de cráneo, fue el grado de transporte al que éstos habían sido sometidos. Se entendió que estos especímenes debían conformar una nueva subclase de la clase I, ya que tanto Soares (1996, 2003) como Piñeiro (2002, 2008) coinciden que es en ésta, donde se encuentran los ejemplares de mesosáuridos más completos y por ende con menos transporte y retrabajamiento. La separación del cráneo del resto del esqueleto es un evento rápido en el proceso de descomposición de los mesosáuridos. Esto se puede explicar por el tipo de articulación móvil y muy laxa, existente entre el atlas y el axis, lo que puede provocar su temprana separación del resto del cuerpo luego de la muerte del animal, hecho que también es verificado en otros grupos de vertebrados fósiles (Holz & Soares, 1995). Mientras que en las clases II y III, se describen los fósiles con un mayor grado de desarticulación que el hallado en los cráneos aquí estudiados.

Soares (1996)	<u>Clase I</u> Esqueleto articulado completo		<u>Clase II</u> Esqueleto parcialmente articulado	<u>Clase III A</u> Huesos aislados completos	<u>Clase III B</u> Huesos fragmentados o erosionados	
Piñeiro (2002)	<u>Clase I</u> Esqueleto articulado completo		<u>Clase II</u> Individuos articulados casi completo preservando las zonas dorsal, sacral y caudal	<u>Clase b II</u> Esqueleto axial asociado o no a huesos del postcraneo	<u>Clase c III</u> Bone beds	<u>Clase d III</u> Huesos aislados
Piñeiro (2008)	<u>Clase I</u> Esqueleto articulado completo		<u>Clase II</u> Individuo parcialmente articulado preservando la zona dorsal, sacral y caudal anterior, con costillas, cinturas y elementos proximales de los miembros	<u>Clase b III</u> Bone beds	<u>Clase c III</u> Huesos aislados	<u>Clase d III</u> Moldes de huesos del postcraneo
Morosi (esta tesis)	<u>Clase I</u> Esqueleto articulado completo	<u>Clase a I</u> Moldes de cráneos aislados	<u>Clase II</u> Esqueleto parcialmente articulado preservando parte de la zona dorsal	<u>Clase b III</u> Bone beds. (con huesos fragmentados o no)	<u>Clase c III</u> Huesos aislados (fragmentados o no)	<u>Clase d III</u> Moldes de huesos del postcraneo

Tabla 5.1: Resumen de las clases tafonómicas de Soares (1996), Piñeiro (2002, 2008) y Morosi (esta tesis).

En el caso de la modalidad **d III** de Piñeiro (2008), se describen moldes de huesos aislados como costillas, vértebras y otros huesos del esqueleto postcraneano, los que por el grado de disgregación que presentan, fueron sometidos a un proceso importante de retrabajamiento y redepositación. Los cráneos, si bien son moldes, no corresponderían a esta clase ya que no han sufrido casi ningún transporte.

Como se detalló previamente, los ejemplares estudiados consisten en 3 cráneos casi completos, restos craneales fragmentarios y un esqueleto casi completo, los cuales fueron hallados en material previamente removido para la realización de una cantera, por lo que se desconoce su procedencia estratigráfica exacta.

Recientemente, gracias a la preservación de sus fósiles, este yacimiento ha sido considerado como *Lagerstätten* de Conservación (Seilacher 1985, 1991), dada la constatación de estructuras inusuales tales como nervios y vasos sanguíneos que sufrieron procesos de fosfatización y probablemente de mineralización por otros elementos abundantes en esas facies como el hierro (Piñeiro et al., en prensa).

Las diferentes clases y subclases tafonómicas.

Con fines ilustrativos, se realizó una compilación de figuras de las clases y subclases tafonómicas halladas hasta el momento en el yacimiento estudiado.

CLASE I: Individuos completos y articulados. La columna vertebral preserva las articulaciones con el cráneo, costillas, cinturas y miembros.

A



B



C

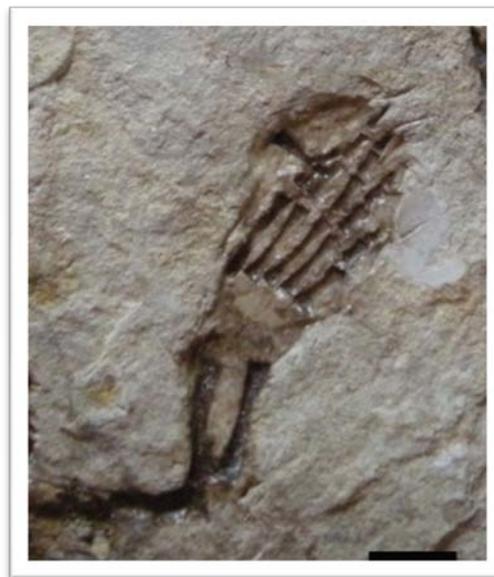
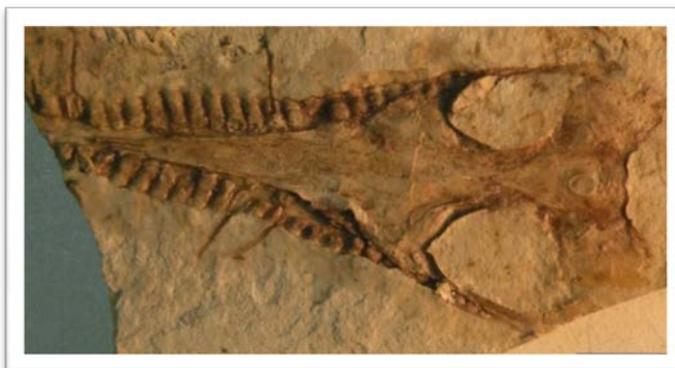


Figura 5.4 - . Clase tafonómica I. A: FC-DPV 2318 Mesosáurido completo. B: detalle de cráneo; C: detalle del pie.

SUBCLASE a I: Moldes de cráneos aislados.

A



B



C



D



Figura 5.5 – Subclase a I. Moldes de cráneos de mesosáuridos: A: FC-DPV 2061 cráneo casi completo en vista dorsal, mostrando la morfología de la mayoría de los huesos de la tabla craneana. B: FC-DPV 2534 a, cráneo en vista dorsal bien preservado con casi todos los huesos en su posición anatómica original. C: FC-DPV 2534 b, cráneo casi completo donde se observa la silueta de algunos de los elementos del paladar. C: FC-DPV 2636 cráneo casi completo en vista dorsal.

CLASE II: Individuos parcialmente articulados. Esta clase puede contener ejemplares con un grado variable de desarticulación. Con casos donde se presenten la columna, cinturas y costillas articuladas o solo un segmento de vértebras articuladas que se identifican como pertenecientes a un mismo individuo.

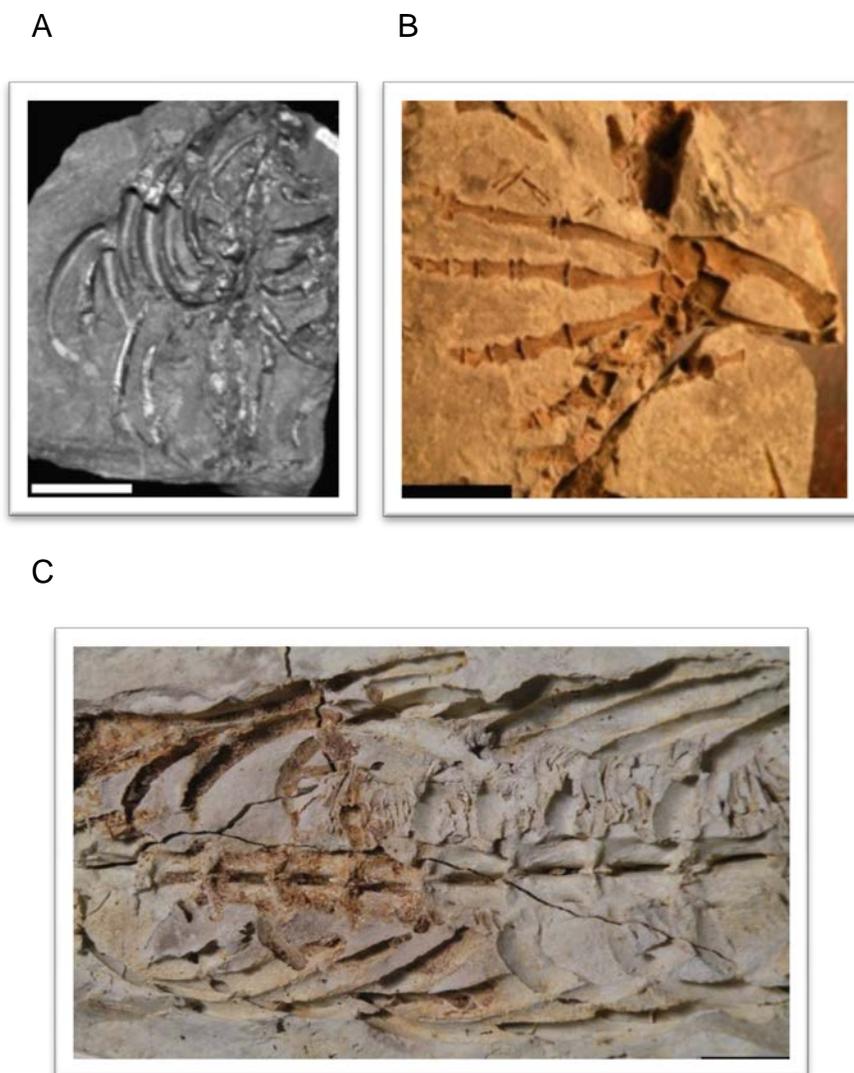


Figura 5.6 - CLASE II: individuos parcialmente articulados A: FC-DPV 1499 esqueleto postcraneano parcialmente articulado; B: FC-DPV 2637 esqueleto apendicular con pie casi completo; C: FC-DPV 2638 esqueleto axial parcialmente preservado.

CLASE III: Huesos desarticulados; donde se diferencian 3 subclases numeradas como en Piñeiro (2008), pero que no diferencian si los huesos se encuentran fragmentados o no, ya que ambas modalidades pueden encontrarse en las diferentes subclases.

Subclase b III. Se corresponde con la subclase III B de Soares (1996, 2003), con huesos sueltos fragmentados o erosionados y la subclase III b de Piñeiro (2008), con bonebeds o paquetes de huesos desarticulados. Estos últimos pueden hallarse fragmentados o no.

A



B



C

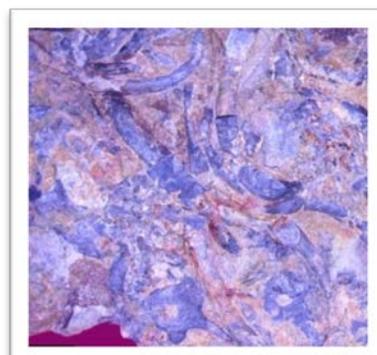


Figura 5.7 – Subclase b III. Bonebeds pertenecientes tanto a la subclase III B de Soares como a la subclase b III de Piñeiro, presentando distintos tipos de preservación. A: FC-DPV 2639 bonebed con la mayoría de huesos enteros, B: FC-DPV 2105 bonebed con huesos enteros pero craquelados y C: FC-DPV 2624 bonebed con huesos fragmentados y enteros.

SUBCLASE c III: Se corresponde con la subclase IIIA de Soares (2003), que presenta huesos aislados y completos y la subclase c III de Piñeiro (2008), que describe huesos aislados y esporádicos (Piñeiro, 2008). Estos últimos pueden hallarse fragmentados o no.

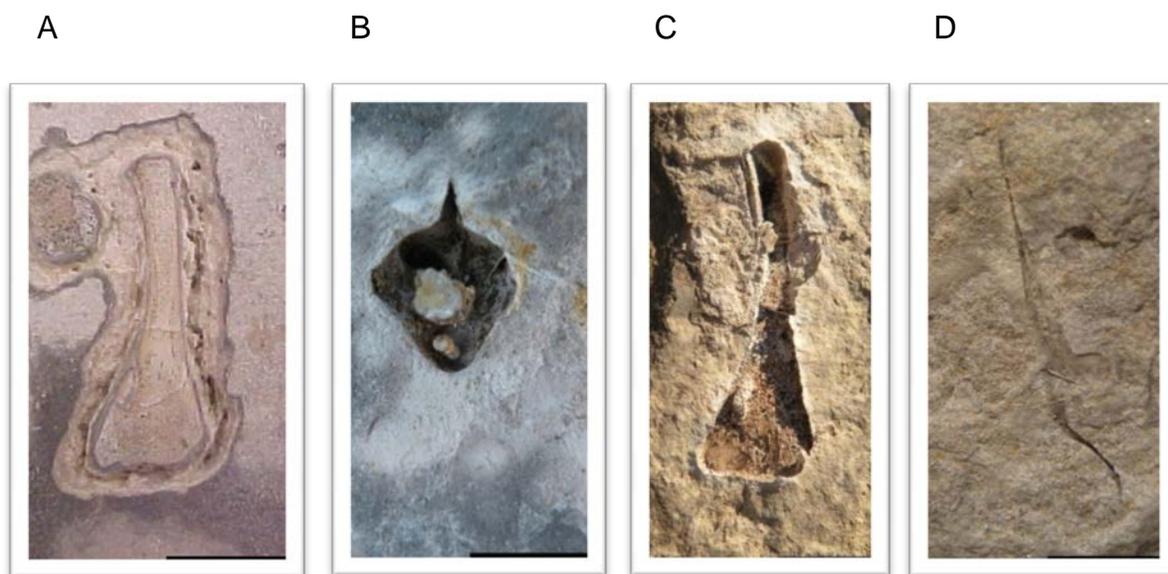


Figura 5.8 – Subclase c III. Huesos aislados. A: FC-DPV 2644 húmero, B: FC-DPV 2645 molde de vértebra dorsal, C: FC-DPV 2646 molde de húmero y D: FC-DPV 2654 molde de pterigoides.

SUBCLASE d III: Corresponde a moldes naturales de costillas, vértebras y otros huesos del esqueleto postcraneano, como fue descripta por Piñeiro (2008).

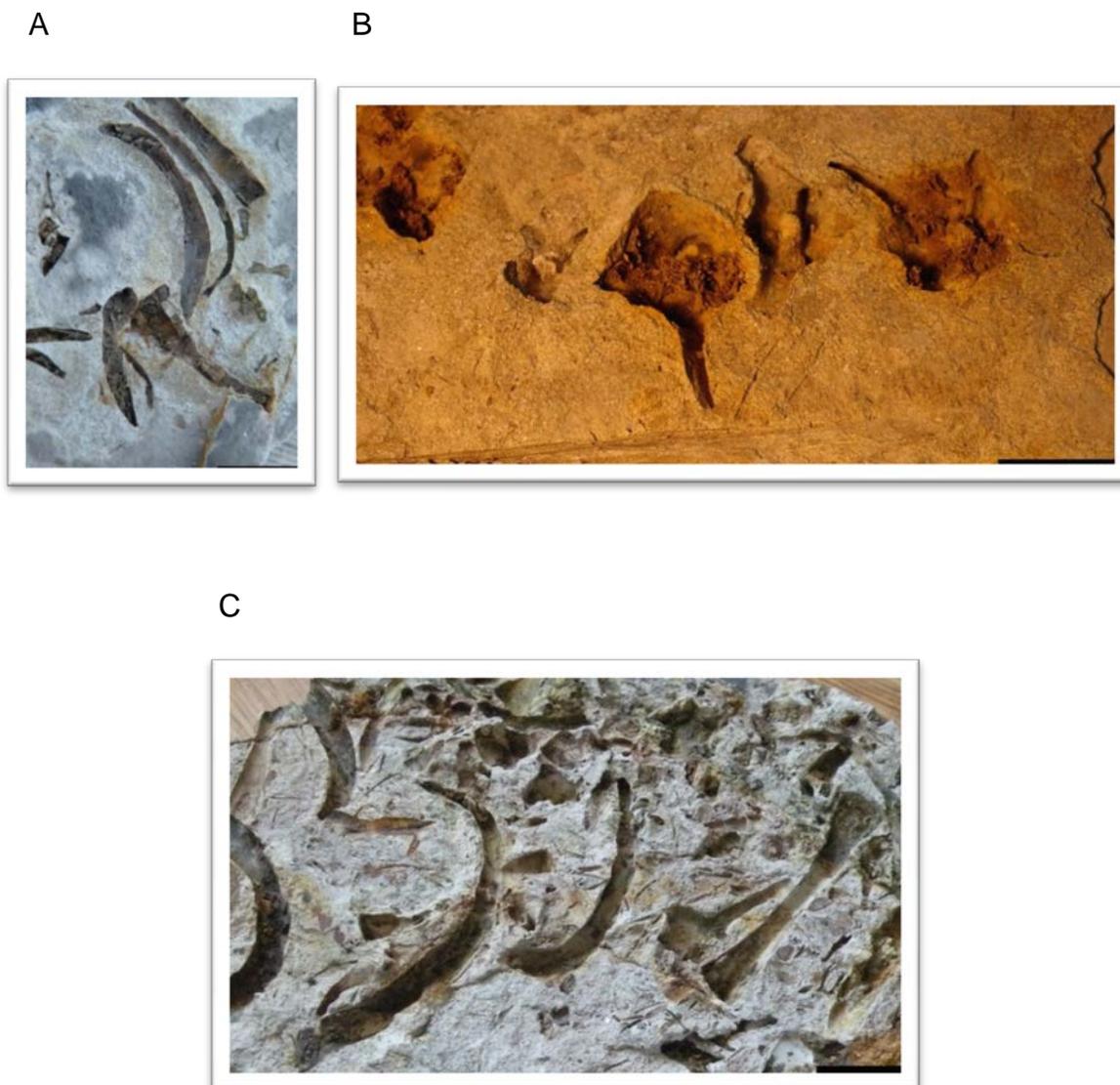


Figura 5.9 - Subclase d III moldes de huesos del poscraneo. A: FC-DPV 2648 moldes de costillas dorsales, B: FC-DPV 2647 moldes de vértebras dorsales, C: FC-DPV 2202 moldes de vértebras, costillas dorsales, hemales y huesos largos.

5.4 Tafofacies

En este afloramiento hasta el momento, se han encontrado evidencias de un ambiente concordante con la tafofacies 2, como sugiere el modelo antes descrito (Soares 1996, 2003), con la diferencia de que el sedimento es pelítico y no de turbiditas carbonáticas.

En el mismo yacimiento se pueden hallar las tres clases y sus subclases tafonómicas: esqueletos articulados (clase I), cráneos aislados (**Clase I a**), esqueletos semi-articulados (clase II) y huesos aislados (clase b III y c III), así como moldes naturales (clase d III). Esto posiblemente sea debido a que estos especímenes se han preservado en zonas algo más profundas de la cuenca, pero no tanto como para encontrar solo las clases tafonómicas correspondientes a la tafofacies 3.

Este modelo, que relaciona los géneros de mesosáuridos y el tipo de sedimento donde estos se encuentran, explicaría en cierta forma, por qué en este sitio se han encontrado esqueletos mayoritariamente pertenecientes al género *Mesosaurus*, los que en general se hallan asociados a mayores profundidades y sedimentos pelíticos como los esquistos.

Esta hipótesis está sustentada en que no se hallaron diferencias entre los cráneos y el material craneano fragmentario estudiado, que puedan ser relacionadas a la presencia de más de una especie de mesosáuridos en dicho yacimiento.

6 – DISCUSION

6.1 - Discusión de la descripción de los caracteres

Como fue referido anteriormente, las relaciones de los Mesosauridae entre sí y sus afinidades con otros grupos de reptiles basales así como su clasificación, son aspectos que aún mantienen interrogantes.

Entre los autores que pusieron énfasis en establecer diferencias a nivel específico entre los mesosáuridos, se pueden destacar los trabajos de Araújo (1976), Oelofsen (1981), Oelofsen & Araújo (1983, 1987), Modesto (1996, 1999, 2006) y Piñeiro (2002, 2004).

Con el fin de verificar la validez y la presencia de los diferentes géneros en la Cuenca de Paraná propuestos por autores previos, Araújo (1976) realizó una serie de observaciones osteológicas sobre el cráneo y postcráneo de los mesosáuridos y sometió a una evaluación estadística un número importante de ejemplares provenientes de distintos afloramientos correspondientes a la Formación Iratí de Brasil. La interpretación de estos datos estadísticos le permitió a Araújo (op. cit) constatar diferencias significativas en los caracteres analizados, con lo que validó la existencia de tres géneros monoespecíficos: *Mesosaurus tenuidens* Gervais (1864); *Stereosternum tumidum* Cope (1886) y *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama y Ozaki (1966).

Ulteriormente Modesto (1996, 1999, 2006) realizó una revisión de la anatomía craneana y una descripción detallada de los distintos huesos que la componen, marcando diferentes morfotipos de algunos caracteres que fueran útiles para la discriminación entre los géneros.

En los estudios realizados por Piñeiro (2002, 2004, 2006), sobre los Mesosauridae del Uruguay, esta autora sugirió la existencia en nuestro país de dos de los tres taxones descritos (*Mesosaurus* y *Stereosternum*), y planteó ciertas dudas en cuanto a la presencia de *Brazilosaurus*.

Por tanto, nuestra hipótesis inicial de trabajo contemplaba la existencia de al menos dos especies de mesosáuridos en Uruguay determinados en base a la morfología de elementos del esqueleto craneano y postcraneano como fue planteado por Piñeiro (2002, 2004) y que nuestros materiales de estudio FC--DPV 2061 (Fig. 4.1) y FC-DPV 2534 (Fig. 4.8 y 4.11), podían corresponder a diferentes especies, dado el aspecto tan disímil que los cráneos evidenciaban a simple vista. Nuestra hipótesis inicial sugería que FC-DPV 2061 correspondía a *M. tenuidens* y FC-DPV 2534 a *S. tumidum*.

No obstante, luego de la detallada descripción anatómica realizada de ambos cráneos y la revisión de los materiales referentes, colectados en el mismo yacimiento, hemos encontrado que nuestra hipótesis inicial no era totalmente correcta. Esto es debido a que tanto los cráneos completos como el resto de los ejemplares craneanos fragmentarios, presentaban importantes similitudes en la forma y relaciones de los diferentes huesos y suturas, por lo que inferimos que todos los materiales estudiados pertenecen a la misma especie.

Luego de haber establecido que estábamos frente a una única especie, surgió la interrogante de establecer a cuál de los tres taxa reconocidos pertenecen los mesosáuridos que fueron descritos. Para ello se procedió a verificar la presencia de los caracteres diagnósticos previamente establecidos por los distintos autores.

Algo que llamó nuestra atención al comparar los datos obtenidos con la bibliografía disponible, que incluía una descripción detallada del cráneo de los mesosáuridos, es que en general son pocos los caracteres craneales propiamente dichos, que permiten la diferenciación de los taxones a nivel específico.

6.2 - ANALIZANDO LOS CARACTERES

6.2.1 - ¿*M. tenuidens*, *S. tumidum* o *B. sanpauloensis*?

Como material comparativo y estadístico se utilizaron los ejemplares FCD-PV 2636 (Fig. 4.13) y FCD-PV 2318 (Fig. 5.4), cuyos caracteres se encuentran resumidos en la Tabla 4.1.

En primera instancia se realizó una comparación con los caracteres definidos por Araújo (1976), quien distingue a las tres especies de mesosáuridos, utilizando fundamentalmente: la relación largo de cuello-largo del cráneo, la forma del cráneo, la presencia de distintos tamaños y morfologías dentarias, la presencia o ausencia de paquiostosis en las costillas y en las diferencias en el conteo de las falanges de pie y mano.

De estos caracteres, solo presentaron utilidad en nuestro estudio, el tamaño y morfología de los dientes y la forma del cráneo, considerando además los caracteres, largo del hocico y forma de la mandíbula. De los caracteres restantes, uno de ellos utiliza el largo del cuello en forma comparativa con el tamaño del cráneo y los otros dos refieren a particularidades del postcráneo como son la presencia o ausencia de paquiostosis y el conteo falangeal, por lo que estos dos últimos no fueron tomados en consideración en este estudio.

En el caso de la relación entre **largo de cuello-tamaño del cráneo**, en base a la cual Araújo (1976) define las diferentes especies de Mesosauridae, y la normaliza en una sola unidad (el largo del cuello más el del cráneo), establece que en *Mesosaurus* el cráneo corresponde a 2/3 del largo total, mientras que en *Stereosternum* este es similar al largo del cuello. En el caso de *Brazilosaurus* el cráneo equivale a 1/3 y el cuello es considerablemente más largo correspondiendo aproximadamente a los 2/3 restantes (Tabla 6.1). Modesto (1996) validó este carácter, tomando como patrón de

medida el ancho de las vértebras dorsales y encontró aproximadamente las mismas proporciones que Araújo (1976).

Por otra parte, Piñeiro (2002), plantea que la relación entre el largo del cuello-largo del cráneo con respecto al tamaño del animal, puede ser asociada a cambios alométricos que se producen durante el desarrollo ontogénico del animal. Esos caracteres pueden variar notablemente con el crecimiento, por lo que las diferencias registradas podrían corresponder a individuos en distintos estadios de desarrollo. Piñeiro (2002), señala además que el largo del cuello no puede ser traducido en una diferencia sustantiva en el número de vértebras.

Mencionamos este carácter debido a que es uno de los más utilizado y tomado como referencia por la mayoría de los investigadores que trabajaron con este grupo de reptiles con posterioridad a Araújo (1976). Pero encontramos al igual que Oelofsen y Araújo (1987), que el mismo tiene la desventaja práctica de no facilitar la clasificación de especímenes desarticulados, o como en nuestro caso, en el que contamos exclusivamente con material craneano aislado del postcráneo.

Por otra parte, en la localidad estudiada solo hemos encontrado un espécimen, FC-DPV 2318 (Fig.5.4), que muestra una asociación cráneo-cuello, pero este presenta la zona del cuello flexionada, tiene las vértebras encimadas y no se aprecia claramente donde comienza o termina el cráneo ni donde comienza o termina el cuello. Estos podrían tener una proporción 2/3 y 1/3 o 1/2 y 1/2, por este motivo en nuestro caso, este carácter no se pudo aplicar.

	Cráneo + Cuello	Cráneo	Cuello	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
<i>M. tenuidens</i>	1	2/3	1/3	¿?	¿?	X?	¿?
<i>S. tumidum</i>	1	1/2	1/2	¿?	¿?	X?	¿?
<i>B. sanpauloensis</i>	1	1/3	2/3	¿?	¿?		¿?

Tabla 6.1 - Relación entre largo de cuello-tamaño del cráneo (Araújo, 1976) y su comparación con los especímenes estudiados.

Si bien los tres géneros de mesosáuridos tienen el rostro alargado, al analizar el carácter **largo del hocico**, Araújo (1976) describe a *Mesosaurus* con un rostro largo y delgado, a *Stereosternum* con un rostro más corto, o de tamaño medio y a *Brazilosaurus* con el rostro más corto o pequeño.

Como ya hemos mencionado, FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) y FC-DPV 2534 (Figs. 4.5 y 4.10), carecen de la zona distal del hocico, aunque se puede inferir el largo total en ambos ejemplares, mediante reconstrucciones combinadas que incluyen el estudio de otros fragmentos de cráneo que han preservado el área anterior. Luego de lo cual se puede afirmar que en los especímenes estudiados (ver Tabla 6.2), el rostro correspondería a un tamaño largo (*Mesosaurus*) o medio (*Stereosternum*).

No obstante, encontramos que el carácter largo del hocico es un tanto ambiguo y que presenta una carga importante de subjetividad, ya que no utiliza una medida estándar con la cual poder comparar con cuantas unidades se considera largo y con cuantas se considera medio o corto. Este es un carácter informativo, si se cuenta con una población de cráneos donde los tres taxa se hallen presentes y se pudieran realizar comparaciones entre los mismos, condiciones con las que contó Araújo (1976) en su estudio estadístico.

	Hocico	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
<i>M. tenuidens</i>	Largo	X?	X?	X?	X?
<i>S. tumidum</i>	Medio	X?	X?	X?	X?
<i>B. sanpauloensis</i>	Corto				

Tabla 6.2 – Carácter largo del hocico (Araújo, 1976) y su comparación con los cuatro ejemplares estudiados.

Un carácter que brindó resultados parcialmente informativos, fue el correspondiente a la forma de la **mandíbula**, donde se compararon tres morfotipos: borde inferior recto, recurvado o menos recurvado.

Shikama y Ozaki (1966) describen la mandíbula de *Brazilosaurus* con su borde inferior recto en una vista lateral, siendo progresivamente más curvo en *Stereosternum* y *Mesosaurus*, según lo descripto por Araújo (1976).

En FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) y FC-DPV 2636 (Fig. 1.13) no se aprecia la mandíbula, pero en FC-DPV 2534 (Fig. 4.10) y FC-DPV 2318 (Fig. 5.4) se observa una mandíbula curva, que descarta a *Brazilosaurus*. Aunque con este carácter no se pudo discriminar si pertenece a *Mesosaurus* o *Stereosternum*.

	Mandíbula	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
<i>M. tenuidens</i>	Con curvatura	¿?	X?	X?	¿?
<i>S. tumidum</i>	Menor curvatura	¿?	X?	X?	¿?
<i>B. sanpauloensis</i>	Recta	¿?	¿?		¿?

Tabla 6.3 - Comparación de los distintos morfotipos de mandíbula (Araújo, 1976) con los ejemplares estudiados.

Un carácter que sí resulto informativo, es el **contorno general del cráneo**. Araújo (1976), describió el cráneo de *Mesosaurus* de forma semi-globular o globular (ver MN 1181 y MN 1182 en Figs. 2.C y 2.D), ya que debido al alargamiento de la porción rostral, este comienza a disminuir su ancho más o menos abruptamente delante de las órbitas, de forma tal que la región postorbitaria se destaca. En *Stereosternum* (ver MN 2208, Fig. 2.F y *Brazilosaurus* MN 4741 Fig. 2.G), la disminución en el ancho del cráneo es gradual, dado que el rostro es más corto y le confiere un aspecto triangular o triangular alargado (Araújo, 1976).

Para utilizar este carácter en los especímenes estudiados, se tomaron las medidas del ancho del cráneo a la altura media de la órbita, de las narinas y en la porción anterior de la maxila en fotos con la misma escala, las mismas se hallan resumidas en la Tabla 6.4 y Fig. 6.1. La distancia que existe entre la altura media de las órbitas y las narinas es similar a la que hay entre las narinas y la porción anterior de la maxila.

	FC-DPV 2061 (1)	FC-DPV 2 534 (2)	FC-DPV 2318 (3)	FC-DPV 2636 (4)
Órbita	7	9	7	8
Narina	3	3,5	3	3
Maxila	1	1,5	1	1,2

Tabla 6.4 - Medidas del ancho del cráneo a la altura media de la órbita, narina y porción anterior de la maxila en cm.

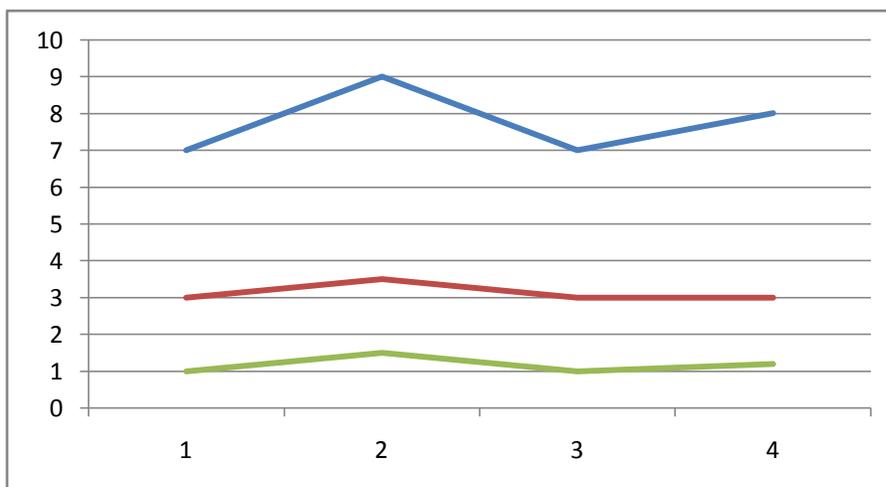


Figura 6.1 - Representación gráfica de las medidas del cráneo, tomadas a la altura de media de la órbita (azul), nariz (rojo) y porción anterior de maxila (verde) en cm. 1, FC-DPV 2061; 2, FC-DPV 2534; 3, FC-DPV 2318; 4, FC-DPV 2636.

Como comparación, se tomaron la misma serie de medidas del material descrito como holotipo de *Mesosaurus* por Mac Gregor (1908) y de los dibujos de *Mesosaurus* presentes en Modesto (1996, 2006), los que se incluyen en la Tabla 6.5.

También se intento efectuar este tipo de mediciones con *Stereosternum* y encontramos que la descripción del holotipo de Cope (1886), carece de dibujos y los que se encuentran en Modesto (1999), se hallan en norma lateral así como el material comparativo de que disponemos (MN 2208 Fig. 2.5 F). La misma situación se encontró en los dibujos del holotipo de *Brazilosaurus* en Shikama y Osaki (1966) y del *Brazilosaurus* de Serra do Caiapó descrito por Araújo et al. (2000). En el material comparativo de *Brasilosaurus* con que contamos (MN 4741 Fig. 2.5 G), si bien se encuentra en norma dorsal, estas mediciones no se pudieron realizar ya que el cráneo se halla muy mal preservado.

Seguidamente se procedió a una normalización de las medidas, en la que el ancho que presentaba el cráneo a la altura de las órbitas se consideró como una unidad y se observaron las siguientes proporciones:

	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636	<i>Mesosaurus</i> Mc Gregor (1908)	<i>Mesosaurus</i> Modesto (2006)
Órbita	7 = 1	9 = 1	7 = 1	8 = 1	2,5 = 1	5.6 = 1
Narina	3 = 0. 42	3,5 = 0.39	3 = 0.42	3 = 0.37	1,2 = 0.48	2,4 = 0.40
Maxila	1 = 0. 14	1,5 = 0.17	1 = 0.14	1,2 = 0.15	0.6 = 0,24	1,3 = 0.23

Tabla 6.5 – Medidas normalizadas de la altura de la órbita, narina y porción anterior de la maxila de los cuatro ejemplares estudiados y los correspondientes a *Mesosaurus* de Mc Gregor (1908) y Modesto (2006). No se pudieron obtener medidas de *Stereosternum* ni de *Brazilosaurus*.

Luego de la normalización para los tres parámetros tomados en consideración, se observa que los valores en porcentajes obtenidos en los cuatro cráneos son muy similares. Pero para validar estadísticamente estas medidas y verificar si existían diferencias significativas entre los especímenes, se aplicó el test t de Student con un 95 % de confianza, aunque os consta que con un N = 6, este test pierde robustez.

	Órbita	Narina	Maxila
Valor t =	0	0.45	0.23

Tabla 6.6 - Valores de t de Student obtenidos para las medidas de ancho del cráneo a la altura de órbita, narina y porción anterior de maxila.

Los valores de t para las medidas de las orbitas, narinas y maxila son todos < 5, por lo que no hay evidencia significativa al nivel del 95 % de confianza de que estos cráneos sean diferentes en cuanto a sus proporciones.

Mediante estos resultados, se puede decir que los cuatro ejemplares de Uruguay y los correspondientes a *Mesosaurus* de Mc Gregor (1908) y Modesto (2006), presentan proporciones anatómicas similares y que el contorno general que presenta el cráneo es de aspecto globular, ya que el rostro se afina bruscamente alrededor de un 60 % en la porción entre las órbitas y las narinas y solo un 20 % entre narinas y porción anterior de la maxila, tomando en consideración que esas distancias son

similares en longitud. En base a este carácter, se puede sostener que los materiales estudiados corresponden a la especie *M. tenuidens*.

	Cráneo	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
<i>M. tenuidens</i>	Globular	X	X	X	X
<i>S. tumidum</i>	Triangular				
<i>B. sanpauloensis</i>	Triangular				

Tabla 6.7 – Forma del cráneo en los especímenes estudiados.

6.2.1.1 - Morfología de los dientes

En cuanto a los caracteres que Araújo (1976) definió para la morfología de los dientes, estos resultaron parcialmente informativos al ser aplicados en este análisis.

Los resultados que Araújo (op. cit), obtuvo en referencia a las dimensiones de los elementos de la dentición, indicaron que los dientes de los mesosáuridos presentan diferencias significativas en cuanto al carácter **largo de los dientes**, y encuentra que en *Mesosaurus* todos los dientes son finos y largos, en *Stereosternum* existen dientes largos y cortos alternados sin un orden preferencial y en *Brazilosaurus* solo se observan dientes cortos.

Para este carácter, Modesto (1996) adopta como medida patrón el ancho de un alveolo dentario, en *Mesosaurus* los dientes exceden los cinco alveolos de largo, mientras que los más largos para *Stereosternum* se extienden un máximo de tres alveolos, siendo siempre más largos en *Mesosaurus*, aun en los ejemplares juveniles.

Por otra parte, la validez del carácter tamaño de los dientes ha sido puesto en duda por Piñeiro (2002), quien consideró que los dientes cortos pueden ser piezas de sustitución y por ende no ser indicativos de diferenciación a nivel específico.

Al aplicar el carácter largo de dientes definido por Modesto (1996) en los especímenes de Uruguay, se encontró que los dientes presentan entre cuatro y cinco alveolos de longitud, aún con la zona distal rota. FC-DPV 2636 (Fig. 4.13), porta dos dientes finos y largos, uno de ellos de más de 5 alveolos de extensión, al igual que FC-DPV 2104 y FC-DPV 2631 (Figs.2.2 A y 2.2 D), cuyos dientes son de entre 4 y 5 alveolos de largo. En FC-DPV 2318 (Fig. 5.4), que presenta su dentición casi completa, los dientes son en su mayoría largos y finos y comprenden la longitud de unos 5 alveolos, algunos inclusive con la punta recurvada, pero también exhibe dientes cortos en menor cantidad. FC-DPV 2534 (Figs. 4.5 y 4.10), tanto en parte como en contraparte carece de dientes.

A pesar del poco material dentario que se ha conservado, este carácter ha permitido excluir la presencia de *Brazilosaurus* y dejar en duda la de *Stereosternum*, debido a que FC-DPV 2318 presenta ambos morfotipos. De acuerdo a Modesto (1996), los dientes de *Brazilosaurus* son de aproximadamente de un alveolo de largo (ver MN 4741 en Fig. 2.5 G) y los de *Stereosternum* llegan a los tres (ver MN 2208 en Fig. 2.), mientras que los dientes preservados en los especímenes estudiados son de entre cuatro y cinco alveolos de longitud (ver Tabla 6.8).

	Dientes	FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
<i>M. tenuidens</i>	Finos y largos, >5	X	¿?	X	X
<i>S. tumidum</i>	Finos, largos y cortos, <?3	¿?	¿?	X	¿?
<i>B. sanpauloensis</i>	Cortos y cónicos				

Tabla 6.8 – Comparación del carácter largo de los dientes en los especímenes estudiados.

El carácter morfológico correspondiente a la **sección transversal de los dientes** no se pudo utilizar, debido a su estado actual de definición, este carácter es de poca utilidad para la diferenciación específica entre los mesosáuridos. No hemos hallado consenso en la apreciación de cuál es el morfotipo que corresponde a cada especie. Por ejemplo Oelofsen (1981) menciona que la sección transversal de los

dientes en *M. tenuidens* de África del Sur es oval, mientras que para Araújo (1976) esta es circular y en cambio es ovalada o elíptica para las especies *Stereosternum* y *Brazilosaurus*. Por otra parte Modesto (1996, 1999), al reexaminar los dientes previamente analizados por estos últimos autores, señala que tanto *S. tumidum* como *M. tenuidens* poseen dientes con una sección transversal circular y no oval como plantean Oelofsen (1981) y Araújo (1976). Modesto (1996), encontró que las secciones ovaladas no eran tales, sino un artefacto producido por la compresión transversal de los dientes.

Mientras que para Piñeiro (2002), la sección de los dientes varía según la altura en que se practique el corte transversal, obteniendo de una misma pieza, tanto contornos circulares como ovals. También sugiere que es posible que en los estudios efectuados se hayan contabilizado formas juveniles y adultas de un mismo género, lo que sumado a los cortes a distinta altura, estaría generando la controversia en los resultados (ver Tabla 6.9).

	Oelofsen (1981)	Araujo (1976)	Modesto (1996, 1999)	Piñeiro (2002)
<i>M. tenuidens</i>	Oval	circular	Circular	Ambas
<i>S. tumidum</i>	-----	oval	Circular	Ambas
<i>B. sanpauloensis</i>	-----	oval	-----	-----

Tabla 6.9 - Sección transversal de los dientes de mesosáuridos según los diferentes autores.

Hasta este punto del análisis, solo se pudo establecer que los ejemplares estudiados no corresponden a la especie *B. sanpauloensis* y podrían pertenecer tanto a *M. tenuidens* como a *S. tumidum*, aunque la información recogida no es concluyente con referencia a *S. tumidum*. De los seis caracteres estudiados, no se pudo aplicar el carácter largo cuello-largo de cráneo debido a las características de los fósiles aquí estudiados, así como tampoco el carácter corte transversal de los dientes. El resultado ha sido ambiguo para los caracteres tamaño del hocico y forma del borde inferior de la mandíbula. Sí han sido informativos, la forma del cráneo con un contorno globular y el largo de los dientes abarcando entre cuatro y cinco alveolos de longitud, ambos correspondientes a *M. tenuidens*.

6.2.2 - ¿*M. tenuidens* o *S. tumidum*?

Luego de haber descartado a *Brazilosaurus* de nuestro análisis, y considerando que *Stereosternum* queda en duda debido a los resultados ambiguos de la aplicación de algunos de los caracteres propuestos por Araújo (1976), en una segunda etapa se evaluaron las morfologías craneanas de *Stereosternum* y *Mesosaurus*, utilizando los caracteres óseos que Modesto (1996), definió y que se utilizan para distinguir a *Mesosaurus* de *Stereosternum*.

Respecto al carácter **morfología de la maxila**, descrito por Modesto (1996, 1999, 2006), como alargada antero posteriormente en *Mesosaurus* y triangular en *Stereosternum*, se encontró que FC-DPV 2534 (Fig. 4.5), FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) y también los materiales comparativos que presentan maxila, esta es de forma alargada (ver Fig. 2.1 A – E).

El carácter **procumbencia de los dientes en el hocico**, presente en *Mesosaurus* y ausente en *Stereosternum*, no pudo ser aplicado debido a que solo FC-DPV 2318 (Fig. 5.4) presenta un hocico completo, pero todos sus dientes se hallan aplastados dorsalmente por lo que si este carácter estaba presente, la preservación tafonómica de este ejemplar, no permite su visualización. FC-DPV 2109 (Fig. 2.2 E) y FC-DPV 2619 (Fig. 2.2 F), tienen bien preservada la punta del hocico, pero no presentan dientes en el mismo. Tanto FC-DPV 2061 (Fig. 4.1), FC-DPV 2534 (Fig. 4.5), como FC-DPV 2636 (Fig. 4.13), carecen de la zona anterior del rostro.

Para el carácter **punta de los dientes recurvada**, Modesto (1996), describe los dientes de *Mesosaurus* con un gradual decrecimiento en diámetro distalmente y con las puntas curvadas lingualmente (hacia abajo en los dientes superiores y hacia arriba en los inferiores). Mientras tanto en *Stereosternum* solo la mitad distal de cada diente se afina hasta formar una punta y las puntas que se curvan lo hacen hacia adentro, de la misma manera que la descrita en *Mesosaurus*, Modesto (op. cit.).

Los dos dientes que presenta FC-DPV 2636 (Fig. 4.13), son finos, rectos, tienen el mismo ancho en casi toda su longitud y decrece en la punta abruptamente. FC-DPV 2061 presenta un diente maxilar fino, cuyo diámetro decrece solo en la porción distal y esta es algo curvada, y un diente premaxilar fino y recto, que tiene un decrecimiento gradual. Los dos dientes restantes se hallan fracturados y no se observa su morfología en la sección distal. (Figs. 4.1).

FC-DPV 2318 (Fig. 5.4), también presenta ambos morfotipos: dientes finos, largos y otros más cortos, unos decrecen a partir de la mitad del diente y otros que solo lo hacen en la porción distal, en unos casos con la punta curvada y en otros esta es recta (ver Tabla 6.10).

Carácter			FC-DPV 2061	FC-DPV 2534	FC-DPV 2318	FC-DPV 2636
Decrecimiento en diámetro	Gradual	<i>Mesosaurus</i>	X	¿?	X	¿?
	Solo mitad distal	<i>Stereosternum</i>	X	¿?	X	X
Punta curvada		Ambos	X	¿?	X	¿?

Tabla 6.10 – Presencia de los caracteres decrecimiento distal en diámetro y punta curvada de los dientes en los ejemplares estudiados.

No se encontró en los dientes de los cráneos estudiados que esta diferenciación morfológica, con un decrecimiento gradual hacia la región distal o presente a partir de la mitad del mismo sea distintivo de *Mesosaurus* o *Stereosternum*, ya que ambos morfotipos fueron hallados conjuntamente en distintos ejemplares y además de acuerdo a Modesto (1996), tanto *Mesosaurus* como *Stereosternum* pueden presentar puntas curvadas lingualmente.

Con referencia a la **organización en la dentición**, FC-DPV 2318 (Fig. 5.4), no presenta ningún orden con respecto al tamaño, los dientes se encuentran dispuestos de manera aleatoria, similar a la descrita para *Mesosaurus*. Como hemos mencionado

el resto de los ejemplares solo presentan dientes aislados y no permiten realizar este tipo de análisis.

Modesto (1996) describe tanto para *Stereosternum* como para *Mesosaurus* el hueso **postorbital** como groseramente triangular, separado posteriormente del supratemporal por el parietal y el escamosal y no halla engrosamiento en el margen libre que forma la órbita. En FC-DPV 2061 (Fig. 4.1) y FC-DPV 2534 (Fig. 4.5), encontramos que el postorbital tiene las mismas características y contactos que fueron descritos por Modesto (op.cit.), pero en el borde posterior de la órbita se aprecian dos pliegues, que sugieren un engrosamiento de este hueso, al igual que en FC-DPV 2621 (Fig. 2.3 A)

En el material de estudio, tanto en FC-DPV 2061, como en FC-DPV 2534, encontramos un **morfotipo de nasal** largo y estrecho, que se extiende hasta los 2/3 del hocico y presenta las características descritas por Huene (1941). Por otra parte se han encontrado huesos nasales aislados FC-DPV 2630 (Fig. 4.3) y FC-DPV 2653 (Fig. 2.4 A y B), de similar morfología, lo que refuerza la presencia el morfotipo anteriormente descrito. Esta condición es bastante diferente a la que sostiene Modesto (1996) para *Stereosternum* y *Mesosaurus*, en donde describe un nasal corto y la sutura de este con el premaxilar a la altura de las narinas.

Modesto (1996) interpreta la morfología del **yugal**, tanto para *Mesosaurus* como para *Stereosternum*, como un hueso espatulado, el que comparte posteriormente una superposición plana con el escamosal, como en los cráneos donde las ventanas temporales están ausentes. En este estudio se encontró que FC-DPV 2534 (Fig. 4.5), presenta un yugal tri-radiado con una rama ascendente ensanchada y una posterior más angosta, al igual que en MN 5229 (Fig. 2.5 E) y que también se puede apreciar aunque con menor definición en FC-DPV 2061, a causa de que esa zona se halla fracturada. Esta morfología del yugal es similar a la descrita por Huene (1941) y Piñeiro (2002, 2004), pero estos autores describen ambas ramas igualmente finas.

El frontal es descrito por Modesto (1996) como un hueso que presenta dos morfotipos diferentes, los que pueden ser utilizados para diferenciar a *Mesosaurus* de

Stereosternum. En el caso de *Mesosaurus* el frontal se ensancha en su unión con el parietal, y la mitad de ese ancho consiste en un proceso posterolateral, que se extiende entre el postfrontal y el parietal. En el caso de *Stereosternum* el frontal es descrito como similar al de *Mesosaurus*, pero este proceso se dirige posteriormente más que lateralmente.

Encontramos que en FC-DPV 2061 (Fig. 4.1), el frontal presenta un pequeño proceso entre el parietal y el postfrontal similar al descrito por Huene (1941), pero nada comparado en tamaño y forma con el proceso posterior o posterolateral mencionado por Modesto (1996).

Se observa una similar configuración en FC-DPV 2622 (Fig. 4.4 A), FC-DPV 2623 (Fig. 2.3 C) y también en FC-DPV 2636 (ver fig. 4.13) el que, a pesar de presentar solo los caracteres más generales del cráneo, la morfología del frontal se aprecia claramente y es similar a la que presenta FC-DPV 2061.

Como fue descrito anteriormente, FC-DPV 2534, es un ejemplar que se preserva como parte y contraparte y en el momento de verificar que morfotipo posee el frontal, este carácter se presentó problemático, al encontrar que en su porción posterior, este hueso tiene una morfología diferente en parte y contraparte. La explicación de este fenómeno puede ser debida a que hay dos planos de fractura sobre el mismo. FC-DPV 2534 **a** (Fig. 4.5), se encuentra en norma dorsal, en la que no se observa un proceso posterior, mientras que en su contraparte FC-DPV 2534 **b** (Fig. 4.10), en la que se aprecia parte de la superficie interna de la tabla craneana, se observa un proceso posterior, inclusive algo mayor que el que presenta FC-DPV 2061. No obstante, los procesos posteriores del frontal observados en estos ejemplares no se comparan en su desarrollo, con las dimensiones descritas por Modesto (1996).

El hecho de encontrar en el mismo ejemplar dos morfotipos diferentes, uno sin proceso posterior correspondiente a la norma dorsal de la tabla craneana y otro con un pequeño proceso correspondiente a la cara ventral de la misma, llevó a plantear la hipótesis de que estas diferencias son producto de las condiciones tafonómicas en las que se FC-DPV 2534 se preservó y que este no es un carácter que diferencie a *Mesosaurus* de *Stereosternum*.

Esta hipótesis fue manejada previamente por Huene (1941) y Piñeiro (2002, 2004, 2008), proponiendo que muchas de las diferencias morfológicas halladas en los Mesosauridae son generalmente producto de distintos procesos tafonómicos.

Otra hipótesis posible, que a su vez es explicada por el tipo de preservación del ejemplar, es que en una de las partes de FC-DPV 2534 se observa la impresión del borde posterior del frontal y su sutura con el parietal en una vista dorsal del cráneo y en su contraparte, se halla la impresión y sutura del frontal en una vista ventral del mismo (ver fig. 4.7 A y B). Esta hipótesis se ve reforzada ante el hecho de que FC-DPV 2534 b presenta en la porción anterior del cráneo huesos palatales, (vómer, palatino y pterigoides) y posteriormente los huesos de la tabla craneana se hallan superpuestos a los primeros (ver fig. 4.12). Más aún, FC-DPV 2534 b presenta no solo dos, sino tres planos diferentes de fractura. El primero más elevado sobre el costado izquierdo en el que se aprecia el escamosal, otro intermedio donde los huesos de la tabla craneana se hallan deformados y por último el plano en el que se hallan los huesos palatales (ver fig. 4.5).

Encontramos que entre los autores precedentes (e.g. McGregor, 1908; Oelofsen, 1981); el postparietal no había sido descrito como formando parte de la tabla craneana. Modesto (1996, 1999, 2006) registra que no se hallaron marcas en el parietal que sugirieran la presencia de un **postparietal**.

Sin embargo en la descripción previamente realizada, se halló evidencia de un postparietal presente en la tabla craneana de FC-DPV 2061 (ver fig. 4.2) y FC-DPV 2534 (Fig. 4.6), aunque sólo se observa una pequeña porción del mismo y probablemente su mayor contribución esté referida a la región occipital del cráneo.

No hemos observado **osículos escleróticos en las órbitas** de ninguno de los ejemplares estudiados. Estos elementos fueron previamente descritos tanto para *Mesosaurus* como para *Stereosternum*, (Modesto, 1996). Su ausencia en los ejemplares de Uruguay, en principio podría ser atribuida a procesos de carácter tafonómico, aunque esta particularidad deberá ser seguida con atención en ejemplares que se descubran en el futuro.

Tanto Araújo (1976) como Modesto (1996) no describen diferencias entre los huesos lacrimal, prefrontal, supratemporal y parietal, que pudieran servir para diferenciar entre *Mesosaurus* y *Stereosternum*.

6.2.3 - Vista palatal

De la descripción que se realizó de los huesos palatales que se aprecian en FC-DPV 2534 b (vómer, palatino y pterigoides, ver fig. 4.12), encontramos que son bastante similares a los figurados y descritos por Modesto (1996), para *Mesosaurus* y *Stereosternum* y no presentan diferencias entre ambas especies. Los vómeres se encuentran adyacentes uno del otro y se extienden más allá de la coana. Son elongados y solo lo suficientemente anchos como para acomodar una hilera mediana de dientes, posteriormente cada vómer se curva lateralmente y se superpone al proceso anterior del palatino y del pterigoides.

El palatino es ancho se extiende desde la maxila hasta el pterigoides medialmente, anteriormente este se encuentra bifurcado y llega hasta el nof.

La rama anterior del pterigoides es relativamente angosta, la rama transversa presenta el margen posterior algo cóncavo y la rama cuadrada se dispone en un ángulo de aproximadamente 35°, 40° respecto de la rama palatal (ver FC-DPV 2654 figs. 2.4 C y D y FC-DPV 2633 fig. 2.4 E),

6.2.3 - ¡*M. tenuidens!*

Sintetizando las diferencias señaladas por Modesto (1996), para diferenciar *Mesosaurus* de *Stereosternum* y aplicadas a los materiales estudiados podemos decir que:

El carácter procumbencia de los dientes del hocico, no pudo ser aplicado.

El carácter decrecimiento de la mitad distal o gradual de los dientes no fue informativo.

Se encontró informativo el carácter forma de la maxila, tanto FC-DPV 2061 como FC-DPV 2534 tienen maxila de forma alargada como en *Mesosaurus*.

En cuanto a la organización de la dentición, FC-DPV 2318 presenta una distribución aleatoria, característica de *Mesosaurus*.

FC-DPV 2061 presenta dientes largos, relativa y absolutamente más largos comparados con los de *Stereosternum* (de entre cuatro y cinco alveolos de longitud), sin contar que sus extremos distales están bajo el sedimento o rotos y FC-DPV 2318 presenta casi todos sus dientes largos, en algunos casos con más de cinco alveolos de largo.

Para el carácter proceso posterior o postero-lateral del frontal, se encontró otro morfotipo alternativo a los determinados por Modesto (1996), que coincide con el descrito por Huene (1941).

El yugal es de forma trirradiada en FC-DPV 2534 y FC-DPV 2061, evidenciando la presencia de una ventana temporal.

El nasal presenta un morfotipo diferente al descrito por Modesto (1996), este no termina a la altura de las narinas externas, sino que se extiende hasta los 2/3 del hocico.

Si tenemos en cuenta la descripción de Huene (1941), encontramos que los morfotipos del frontal, nasal y yugal aquí representados, fueron previamente descritos por este autor para *Mesosaurus*.

Resumiendo: habiendo aplicado a nuestros ejemplares los caracteres comparativos propuestos por Araújo (1976) y por Modesto (1996, 1999, 2006) para la diferenciación específica de los Mesosauridae, sumada a la descripción realizada por

Huene (1941), podemos decir que los cráneos estudiados pertenecen a la especie ***Mesosaurus tenuidens***.

6.4 Ventana temporal en los Mesosauridae

A pesar de la gran cantidad de ejemplares de mesosáuridos hallados, tanto en África como en Sudamérica, incluyendo especímenes completos o casi completos, la pobre preservación de los cráneos ha generado grandes divergencias en lo que respecta a la taxonomía del grupo, y a la interpretación de la naturaleza del cráneo que se mantienen vigentes hoy en día. La razón de esta discrepancia mantenida por más de cien años, es debida en parte a la fragilidad de los huesos del cráneo y a la mala preservación que en general estos presentan, particularmente aquellos que forman parte de la región temporal. Esta área casi siempre se encuentra fragmentada, o superpuesta con los huesos fuera de su posición anatómica original, aún en los especímenes mejor preservados hasta ahora conocidos, lo que impide una adecuada interpretación de dicha área (Piñeiro, 2002).

Este aspecto entre otros, ha influido en la determinación de las afinidades de los Mesosauridae con respecto de otros grupos de reptiles basales. Algunos autores que estudiaron este grupo tempranamente como McGregor (1908), plantearon la presencia de dos ventanas temporales como en los diápsidos. Huene (1941), mediante una detallada reconstrucción del cráneo reconoció una sola fenestra, que por su posición ventral y los huesos que la delimitaban, identificó como una ventana de tipo sinápsida

Esta interpretación sin embargo, difiere de la que plantean la mayoría de los autores que actualmente trabajan con tetrápodos basales, quienes consideran que el cráneo de los mesosáuridos carece de aberturas en su zona temporal (Shikama y Ozaki 1966, Oelofsen, 1981, 1987; Gauthier et al., 1988; Laurin & Reisz, 1995; Modesto, 1996, 1999, 2006).

Es interesante destacar que los materiales que estudió McGregor (1908) como los que analizó Huene (1941) y en su mayor parte Modesto (1996), corresponden a especímenes preservados en forma de moldes artificiales externos de los huesos, que fueron posteriormente cubiertos con resinas para formar un molde del esqueleto original. Esta característica, sumada a la frecuente fractura y solapamiento de los huesos de la caja craneana con aquellos del paladar, observada en los cráneos de los mesosáuridos, introduce interrogantes en torno a las interpretaciones realizadas de la zona temporal (Piñeiro, 2004).

Luego de más de 60 años de la descripción de Huene (1941) de un cráneo sinápsido, Piñeiro (2002), fue la siguiente investigadora en describir una ventana temporal inferior en el cráneo de un mesosáurido. Su delimitación no fue establecida con claridad, debido a que los materiales craneanos estudiados por Piñeiro (2002), que involucraban la zona temporal y que en la reconstrucción sugieren la existencia de una ventana temporal inferior de pequeño tamaño, eran bastante fragmentarios. Ellos corresponden a un yugal trirradiado, un cuadrado-yugal y un postorbital, todos ellos preservados como elementos aislados, sumados a un fragmento de cráneo que incluye el frontal, posfrontal, parietal, y parte del escamosal derechos.

Dicha ventana, en primera instancia se reconstruyó delimitada ventral y anteriormente por el yugal, posteriormente por el cuadrado-yugal, mientras que el postorbital formaría su borde dorsal y el escamosal quedaba excluido.

Posteriormente, a la descripción de Piñeiro (op. cit) fueron hallados los fósiles de cráneos de mesosáuridos aquí estudiados, en los cuales la mayoría de los elementos óseos se han preservado casi sin alteración, en su posición anatómica correcta y con el área temporal bastante bien preservada. Este hallazgo ha permitido realizar una serie de reconstrucciones de dicha área bastante fidedignas y en una de las mismas se aprecia una ventana temporal delimitada anterior y ventralmente por el yugal, postero-lateralmente por el cuadrado-yugal, mientras que el postorbital y el escamosal forman el borde dorsal y medial. Esto confirma, mediante el estudio de materiales más completos y mejor preservados, lo sugerido previamente por Piñeiro (2002, 2004), siguiendo a Huene (1941).

Si bien la presencia de una ventana temporal en los mesosaurios podría tener implicancias en sus relaciones filogenéticas, es conocido que los parareptiles, grupo con el que han sido recientemente relacionados, también las poseen (Romer, 1956; Gow, 1972; Laurin & Reisz, 1995; deBraga & Reisz, 1996; Cisneros et al., 2004). No obstante, la importancia filogenética de este carácter en los Mesosauridae, será objeto de análisis en futuras contribuciones.

6.5 Tafonomía

Los especímenes aquí estudiados permitieron establecer una nueva categoría tafonómica basada en las clases tafonómicas propuestas por Soares (1996, 2003) y adaptada a los hallazgos en Uruguay por Piñeiro (2002). Esta corresponde a la categoría “I a” y consta de moldes de cráneos aislados completos o casi completos de *M. tenuidens*.

Se han encontrado evidencias de un ambiente concordante con la tafofacies 2, como sugiere el modelo de Soares (op. Cit.), con la diferencia de que los fósiles se encuentran en sedimento pelítico y no de turbiditas carbonáticas.

7 - CONCLUSIONES

El estudio realizado en los especímenes craneanos hallados en la localidad estudiada de la Formación Mangrullo de Uruguay, ha contribuido a ampliar el conocimiento sobre los reptiles más antiguos de América del Sur, cumpliendo con el objetivo general de esta investigación.

La información recopilada en el proceso de este trabajo descriptivo, permitió confirmar que la hipótesis propuesta en la investigación sobre la posibilidad de discriminación entre especies de mesosáuridos a través de la morfología craneana, en los ejemplares estudiados, no es correcta. Por el contrario, el análisis de los caracteres craneanos permitió confirmar que todos los ejemplares analizados pertenecen a un mismo taxón, *Mesosaurus tenuidens*.

Esta nueva información morfológica, permitió una reconstrucción bastante fidedigna de la configuración craneana de los Mesosauridae, en particular de la zona temporal, donde se constató la posibilidad de la existencia de una ventana de posición inferior, con características de tipo sinápsida, que podría estar delimitada por el yugal, cuadrado-yugal, escamosal y postorbital.

La existencia de ventanas temporales en el cráneo de los mesosáuridos fue uno de los objetivos específicos también alcanzado, constituyendo un aporte para futuros estudios filogenéticos que podrían modificar las hipótesis que actualmente se proponen para el grupo.

Entre los caracteres craneanos previamente propuestos como diagnósticos, se encontraron como informativos para la diferenciación específica de los mesosáuridos, el contorno general del cráneo propuesto por Araújo (1976) y la longitud de los dientes definido por Modesto (1996), que utiliza el ancho de los alvéolos como medida patrón para estimar el largo. Estos caracteres fueron de fácil aplicación y verificación, por tanto permitieron identificar la presencia de ejemplares de la especie *M. tenuidens*, en el depósito estudiado.

Esta investigación permitió además describir una nueva subclase tafonómica “**Ia**” consistente de moldes de cráneos aislados, la cual no estaba contemplada en los objetivos preliminarmente trazados.

Tomando en consideración las dificultades que se han encontrado a lo largo de este estudio en la aplicación de los caracteres diagnósticos previamente planteados, la evaluación realizada de los mismos, sugiere que algunas de las diferencias propuestas responden a aspectos de carácter tafonómico y en otros casos parten de definiciones ambiguas o no informativas.

Por consiguiente, es recomendable realizar una revisión sobre la validez taxonómica de los caracteres craneanos actualmente propuestos como diagnósticos y de sus diferentes estados, para el establecimiento fidedigno de las distintas especies que constituyen la Familia Mesosauridae.

8 - AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Graciela Piñeiro, mi tutora y a todos aquellos que de una manera u otra contribuyeron a la realización y mejoramiento de esta Tesis.

Pero fundamentalmente a mi familia y en especial deseo expresar mi profundo agradecimiento a Jorge y Paola, sin cuyo apoyo constante a lo largo de todos estos años, este trabajo no hubiera podido completar.

9 - REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDREIS, R. R., FERRANDO, L. A. & HERBST, R. 1991. Terrenos carboníferos y pérmicos de la República Oriental del Uruguay. In: Congreso Internacional de Estratigrafía y Geología del Carbonífero y Pérmico y Academia Nacional de Ciencias de Córdoba. p. 315-349.
- ANDREIS, R. R.; ANZOTEGUI, L. M.; FERRANDO, L. A.; HERBST, R. & MAUTINO, L. R. 1996. Litofacies, paleoambientes y paleontología de la Formación Melo (Pérmico Inferior) en Arroyo Seco, Depto. de Rivera, República Oriental del Uruguay. Partes I y II. *Ameghiniana*, 33 (3): 243-264.
- ARAÚJO, D.C 1976. Taxonomia e relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. *Anais do Academia Brasileira Ciências* 48, 91-116.
- ARAÚJO, D.C. 1993. Uma interpretação sobre o conhecimento paleoecológico e bioestratigráfico da Formação Iratí. In: I Simpósio sobre Cronoestratigrafía da Bacia do Paraná. Rio Claro (SP). Resumos: 64-70.
- ARAUJO-BARBERENA, D.C. & TIMM, L. 2000. Características estruturais dos mesossauros e suas adaptações ao meio aquático. In: M. HOLZ e L.F. DE ROS (Eds.), *paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, UFRGS/CIGO, p 194-209
- AZEVEDO, S.; LAVINA, E.; BARBERENA, M.; FERRANDO, L. & ANDREIS, R. 1985. Evidências de correlação entre a Formação Yaguari (Uruguai) e as Formações Rio do Rasto e Sanga do Cabral (Rio Grande do Sul- Brasil). *Pesquisas*, N°17: 112-121.
- BAUR G., 1887. On the phylogenetic arrangement of the Sauropsida. *Journal of Morphology* Vol. 1:93-104.
- BAUR G.,1889. *Palaeohatteria Credner*, and the Proganosauria. *American Journal of Science* 27: 310-313.

- BELTÁN, L. 1977. Découverte d'une ichthyofaune dans le Carbonifère Supérieur d'Uruguay. Rapport avec les faunes ichthyologiques contemporaines des autres régions du Gondwana. Ann. Société Géologique du Nord. Lille, 97:351-355.
- BELTÁN, L. 1981. *Coccocephalithchys tessellatus* n. sp. (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Carboniferous of Uruguay. Anais do II Congr. Latino-americano de Paleontología. Vol. 1: 95-105.
- BELTÁN, L. 1989. New Permian Actinopterygian Families from Uruguay. Acta Musei Reginaehradecensis S.A.: Scientiae Naturales XXII: 79-86.
- BELTÁN, L. 1993. On the actinopterygian fish *Carbonilepis* from the Permian of Uruguay. In: Heidtke, U. (Compiler): New Research on Permo-Carboniferous Faunas. Pollichia, 29: 89-101.
- BERI, A. & DANERS, G. 1995. Palinología de la Perforación N° 221, Pérmico, R.O. del Uruguay. Geociências, 14(2): 145-160. San Paulo, Brasil.
- BERI, A. & PECOITS, E. 2001. Palinología y sedimentología de la Formación Melo (Pérmico) en la Cañada "El Barón", departamento de Cerro Largo, Uruguay. Ameghiniana, 38 (4): 419-428.
- BOSSI, J. & NAVARRO, R. 1991. Geología del Uruguay. Depto. de Publicaciones, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 970 p.
- BROOM, R. 1904. Observations on the structure of *Mesosaurus*. Transactions of South African Philosophical Society, Cape Town. 15 (3): 103-112.
- BROOM R., 1908 - Note on the species of *Mesosaurus*. Annals of the South African Museum, 4: 379-380.
- CANOVILLE, A. & LAURIN, M. 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on paleobiological inferences. *Biol. J. Linn. Soc.* **100**: 384-406.

- CAORSI, J. & GOÑI, J. 1958. Geología uruguaya. Instituto Geológico del Uruguay. Boletín N° 37: 1-73. Montevideo.
- CARROLL, R. L. 1969. A Middle Pennsylvanian captorhinomorph and the interrelationships of primitive reptiles. *Journal of Paleontology* 43 (1): 151-170.
- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and Company. New York. 698 pp.
- CISNEROS, J. C., DAMIANI, R., SCHULTZ, C. DA ROSA, A., SCHWANKE, C., NETO, L. W. & AURÉLIO, P. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 271, 1541–1546
- COPE, E.D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brasil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 25, 7-15.
- COPE, E.D. 1887. The Carboniferous genus *Stereosternum*. *American Naturalist* 21, 1109.
- COX, M. A. 1934. Lamelibranquios de los estratos gondwánicos del Uruguay. Instituto Geológico del Uruguay. Boletín N° 21: 1-13. Montevideo.
- CRISAFULLI, A. 2001: Leños pérmicos de la Formación Yaguarí, República Oriental del Uruguay. *Ameghiniana* 32(4):391-399:
- CRISAFULLI, A. 2003: *Nuevos registros de la xilotaoflora de la Formación Yaguarí (Pérmico Superior), Uruguay*. *Ameghiniana*, 40(4): Suplemento, 39R.
- CRISAFULLI, A. & LUTZ, A. 1995. *Toxopitys uruguaya* nov. sp. (Coniferopsida, Taxales) del Pérmico del Uruguay. *Ameghiniana*, 32 (4): 391-399. Buenos Aires.
- DELANEY, P. J. & GOÑI, J. 1963. Correlação preliminar entre as Formações Gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim Paranense de Geografia* (8 y 9): 3-20.
- de SANTA ANA, H.; GOSO, C. & DANERS, G. 2006: *Cuenca Norte: estratigrafía del Carbonífero-Pérmico*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas*

sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico.
DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 147-207.

DeBRAGA, M. & REISZ, R. R. 1996 The Early Permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. *J. Vertebrate Paleontol.* 16, 384–395.

DÍAZ-SARAVIA, P. & HERBST, R. 2001. Ostrácodos dulceacuícolas de la Formación Yaguarí, Pérmico Superior, R.O. del Uruguay. *Ameghiniana*, 38(2): 213-218.

DU TOIT, A. L. 1927. A Geological Comparison of South América with South Africa. Carnegie Institute of Washington. Publication N° 381.USA. 158 p.

FACCINI, U. F. 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul: uma análise sob o ponto de vista das Seqüências Depositionais. CPGEO, UFRGS, Porto Alegre. *Disertação de Mestrado.* 133 p.

FALCONER, J. D. 1930. Terrenos Gondwánicos del Departamento de Tacuarembó. Instituto Geológico Uruguayo. *Boletín N° 15:* 1-22. Montevideo.

FALCONER, J. D. 1937. La Formación Gondwana en el NE del Uruguay, con especial referencia a los terrenos eogondwánicos. Instituto de Geología y Perforaciones del Uruguay. *Boletín N° 23:* 1-113. Montevideo.

FERRANDO, L. & ANDREIS, R. 1990. Una nueva localidad de la Formación Melo: Arroyo Seco (Dpto. Rivera, Uruguay). *Litofacies e interpretación paleoambiental preliminar.* Annual Meeting Working Group, Project 211-IUGS-UNESCO, Late Paleozoic of South America; Buenos Aires. *Abstracts:* 69-71.

FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1968. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay III. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 2 (15): 279-313. Montevideo.

GALLEGO, O. F.; HERBST, R. & FERRANDO, L. A. 1993. *Cyzisus (E). falconeri* n. sp. (Conchostracea) de la Formación Yaguarí (Pérmico Superior), Uruguay. *Ameghiniana*, 30 (1): 17-22. Buenos Aires.

- GAUTHIER, J. A.; KLUGE, G. & ROWE, T. 1988. The early evolution of the Amniota. In M. J. Benton (ed.) The phylogeny and classification of the tetrapods, vol. 1: amphibians, reptiles, birds: 103-155. Oxford: Clarendon Press.
- GERVAIS, P. 1864-1866. Description du *Mesosaurus tenuidens* reptile fossile de l'Afrique australe. In Académie des Sciences et Lettres de Montpellier, Mémoires de la Section des Sciences, Tome Sixième. Boehm et Fils, Montpellier, 169-175.
- GERVAIS, P. 1865. Du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 60, 950-955.
- GINSBURG, L. 1967. Sur les affinités des mésosaures et l'origine des reptiles euryapsides. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris, 264: 244-246.
- GOSO, C.; VEROSLAVSKY, G. & de SANTA ANA, H. 1996. Modelo estratigráfico seqüencial de Bacia Norte Uruguiaia. XXXIX Congresso Brasileiro de Geologia-SBG, Anais, Salvador, PP. 159-161
- GOSO, C., PIÑEIRO, G., DE SANTA ANA, H., ROJAS, A., VERDE, M. & ALVES, C. 2001. Caracterización estratigráfica de los depósitos continentales cuspidales neopérmicos (Formaciones Yaguarí y Buena Vista) en el borde oriental de la Cuenca Norte. Uruguay. XI Congreso Latinoamericano de Geología, III Congreso Uruguayo de Geología. CD-ROM.
- GOW, C. E. 1972 The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). J. Zool. Lond. 167, 219–264.
- HERBST, R. & GUTIERREZ, P. R. 1995. *Cyclodendron andreisii* nov. sp. Lycopodiopsidaceae, Lycophyta del Pérmico Superior de Uruguay. Ameghiniana, 32 (1): 141-150. Buenos Aires.
- HERBST, R.; FERRANDO, L. A. & JALFIN, G. A. 1987 a. Descripción de una flora de *Glossopteris* de la Formación Melo (Pérmico), Departamento Cerro Largo, República Oriental del Uruguay. FACENA, 7: 67-86. Corrientes, Argentina.

- HERBST, R.; MORTON, L. S. & FERRANDO, L. A. 1987 b. Los Pelecípodos dulceacuícolas del Pérmico Superior de Paraguay y Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*. 18 (2): 107-122. Santa Fe, Argentina.
- HUENE, F. von. 1926. Gondwana Reptilien in Sud Amerika. *Paleontologie Hungarika*. Vol. II, Fasc. I: 324-332. Budapest.
- HUENE, F. von. 1940. A idade Permiana inferior de todas as camadas contendo mesossáurios. *Divisão de Mineração e Metalurgia*. Rio de Janeiro, 6 (32): 64-68.
- HUENE, F. von. 1941. Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. *Palaeontographica, Abteilung A* 92: 45-58.
- LAMBERT, R. 1941. Estado actual de nuestros conocimientos sobre la geología de la República O. del Uruguay. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, N° 29: 1-89. Montevideo.
- LAURIN, M. 1991. The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 101, 59-95.
- LAURIN, M. 2010. *How Vertebrates Left the Water*. University of California Press, Berkeley. Figure 7.1, p. 162.
- LAURIN, M., & REISZ, R.R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113, 165-223.
- LAVINA E. L., ARAUJO-BARBERENA D. C., FACCINI U. F., 1989 - Os mesossarídeos da Formação Irati na localidade de Passo de Sao Borja (RS): evidencia de uma paleo catastrofe ecologica? *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 11. Curitiba, 1989, *Resumo das Comunicações*, Curitiba: 35-36.
- LAVINA E. L., ARAUJO-BARBERENA D. C., AZEVEDO S. A., 1991 - Tempestades de Inverno e Altas Taxas de Mortalidade de Répteis Mesossauros. Um exemplo a Partir do Afloramento Passo de São Borja, RS. *Pesquisas*, 18(1): 64-70.
- MARJANOVIC, D. & LAURIN, M. 2009. The origin(s) of modern amphibians: a commentary. *Evol. Biol.* **36**: 336–338.

- MARSICANO, C. PEREA, D. & UBILLA, M. 2000. A new temnospondyl amphibian from the Lower Triassic of South America. *Alcheringa*, 24:119-123.
- MC GREGOR, J. H. 1908. On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brasil. Relatorio Final. Comissão dos Estudos das Minas de Carvão de pedra do Brasil. Rio de Janeiro, G.B. 2: 301-336. National Press, Rio de Janeiro.
- MC GREGOR, J. H. 1908. On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brazil. In: Comissão dos Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil, Parte II (I. C. White, ed.), 301-336. National Press. Rio de Janeiro.
- MODESTO, S. P. 1996. The anatomy, relationships and paleoecology of *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* (Amniota: Mesosauridae) from the Lower Permian of Gondwana. Unpublished Ph.D. dissertation. Department of Zoology, University of Toronto. 280 pp. + 43 figs.
- MODESTO, S. P. 1999. Observations on the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Palaeontologia africana*, 35: 7-19.
- MODESTO S. P., 2006 - The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146: 345-368.
- MONES, A. 1986. El contenido paleontológico de las Formaciones Carbonífero-Pérmicas del Uruguay. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, Vol. I (14):205-216.
- MONES, A. & FIGUEIRAS, A. 1981. A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations of Uruguay. In: Cresswell, M.M. & P.Vella (eds.), *GONDWANA FIVE* (Proceedings of the 5th International Gondwana Symposium), Wellington. A.A.Balkema, Rotterdam. p. 47- 52.
- MOROSI, E. 2008. Los crustáceos Pygocephalomorpha de la Formación Mangrullo de Uruguay. Monografía de pasaje de grado. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

- MORTON, L. S. & HERBST, R. 1990. *Leinzia similis* (Holdhaus) (Pelecipoda) en el Pérmico Superior (Formación Yaguará) del Uruguay. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral. p. 1-20. Santa Fé, Argentina.
- MÜLLER, J. & REISZ, R.R. 2006. The phylogeny of early eureptiles: comparing parsimony and Bayesian approaches in the investigation of a basal fossil clade. *Syst. Biol.* **55**: 503-511.
- OELOFSEN, B. 1981. An anatomical and systematic study of the family Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria) with special reference to its associated fauna and palaeoecological environment in the Whitehill Sea. Ph.D. thesis, University of Stellenbosch, South Africa, 250 pp.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D. C. 1983. Paleoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati Sea (Parana Basin), South America. *Revista Brasileira de Geociências* 13 (1): 1-6.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D. C. 1987. *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. *South African Journal of Science*, Cape Town, 83: 370-372.
- OSBORN, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1, 451-507.
- PINTO, I. D., PIÑEIRO, G. & VERDE, M. 2000. First fossil insects from Uruguay. *Pesquisas*, 27: 89-96. *Paleontología*, Sao Pedro, Brasil. p. 165.
- PIÑEIRO, G. 1999. Algunas consideraciones sobre la sistemática actual de la Familia Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria). *Actas de las V Jornadas de Zoología del Uruguay*, Vol. 11: 37.
- PIÑEIRO, G. 2002. Paleofaunas del Pérmico-Eotriásico de Uruguay. Tesis de Maestría. PEDECIBA, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 208 p.+28 Figs.

- PIÑEIRO, G. 2004. *Faunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay. Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y sistemática*. Tesis de Doctorado, PEDECIBA, Universidad de la República, Montevideo (inédito), 218 pp.
- PIÑEIRO, G. 2006. *Nuevos aportes a la paleontología del Pérmico de Uruguay*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 257-278.
- PIÑEIRO, G. 2008. Los mesosáurios y otros fósiles de fines del Paleozoico. In: D. Perea (ed.), *Fósiles del Uruguay (First Edition)*, 179–203. Dirac– Facultad de Ciencias, Uruguay
- PIÑEIRO, G. & VERDE, M. 1996. Avances en la prospección fosilífera realizada en la Formación Mangrullo (Pérmico) del Uruguay. *Tafonomía y Paleoecología. Actas de las IV Jornadas de Zoología del Uruguay*. Res.: 33.
- PIÑEIRO, G. & VERDE, M. 1997. *Tafonomía y paleoambientes de la Formación Mangrullo (Pérmico Superior) de Uruguay*. In: XV Congreso Brasileiro de Paleontología, Sao Pedro, Brasil. p. 165.
- PIÑEIRO, G. & LORENZO, N. 2001. Modalidades tafonómicas registradas en reptiles de la Familia Mesosauridae provenientes de la Formación Melo (Pérmico) de Uruguay. *Boletim de Resumos, XIII Congreso Brasileiro de Paleontología. Rio Branco. (Acre), Brasil. p.35.*
- PIÑEIRO, G. & ROJAS, A. 2001. Nuevos aportes a la bioestratigrafía de las unidades neopaleozoicas de Uruguay. *Actas de las VI Jornadas de Zoología del Uruguay*. p. 58.
- PIÑEIRO G. & UBILLA, M. 2003. Unidades Pérmico-Triásicas en la Cuenca Norte: *Paleontología y ambientes*". En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Minerales, Mesozoico*. Dirac – Facultad de Ciencias: 33-49 p.

- PIÑEIRO, G.; BERI, A. & VERDE, M. 1998. Estudio de una asociación fosilífera de la Formación Mangrullo (Pérmico Tardío) del Uruguay. In: II Congreso Uruguayo de Geología, Punta del Este, Uruguay: 202-204.
- PIÑEIRO, G.; RAMOS, A.; GOSO, C.; SCARABINO, F. & LAURIN, M. (En prensa) Unusual environmental conditions preserve a mesosaur-bearing Konservat-Lagerstätte from Uruguay. APP.
- PRECIOZZI, F.; SPOTURNO, J.; HEINZEN, W. & ROSSI, P. 1988. Memoria explicativa de la carta geológica del Uruguay a la escala 1:500.000. DI.NA.MI.GE., Montevideo, Uruguay. p. 1- 92.
- REISZ, R.R., & LAURIN, M. 1991. *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature* 349, 324-326.
- REY-VERCESI, D. 1933. Terrenos gondwánicos del Departamento de Rivera. Instituto Geológico y Perforaciones del Uruguay, Boletín N° 20: 1-15. Montevideo.
- ROMER, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 pp.
- ROMER A. S., 1966. *Vertebrate paleontology*, 3rd ed. Chicago: University of Chicago Press, 468 pp.
- ROMER, A. S. 1974. Aquatic adaptation in reptiles- primary or secondary? *Annals of South African Museum*, 64: 221-230.
- RÖSLER, O & TATIZANA, G. 1985. As membranas natatórias em *Stereosternum tumidum*. In: DNPM-Coletânea Trabalhos Paleontológicos. Brasília, 1985. V. 27, p. 129-131
- SEELEY, H. G. 1892. The Mesosauria of South Africa. *Quarterly Journal Geological Society of London*, 48: 586-604. London.
- SEILACHER A., 1991. Events and their signatures - an overview. In: Einsele G., Ricken W., Seilacher A. (eds.). *Cycles and Events in Stratigraphy*. Berlin, Springer-Verlag: 222-226.

- SEILACHER, A., REIF, W. E., WESTHPHAL, F., 1985. Sedimentological ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B311: 5-24
- SHIKAMA, T & OZAKI, H. 1966. On a reptilian skeleton from the Paleozoic formation of Sao Paulo, Brazil. Transaction Proceedings of Paleontological Society of Japan. Tokio, 64:351-358.
- SOARES, M. B., 1996. Mesossauros da Bacia do Paraná: implicações tafonômicas. Instituto de Geociências, UFRGS. Porto Alegre. Dissertação de Mestrado. 203p.
- SOARES M. B., 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Iratí Formation (Paraná Basin, Brazil). Geologica acta: an international earth science journal, 1(004): 349-361.
- SOARES, M.B. & ARAUJO, D.C. 1997. Modelo de tafofacies para a assembléia fossil dos mesosaurídeos (Proganosauria) da Formação Irati, Bacia do Paraná. Boletim de Resumos, XV Congr. Bras. Paleont., São Pedro, Brasil: 164.
- SPRECHMANN, P., DA SILVA, J., GAUCHER, C., MONTAÑA, J. & HERRERA, Z. 2001. Las concreciones fosilíferas de la Formación San Gregorio del Uruguay (Carbonífero Superior? Pérmico Inferior): sus implicancias paleoecológicas y paleoclimáticas. XI Congreso Latinoamericano de Geología, III Congreso Uruguayo. Abstracts: 10-16.
- TIMM, L. & ARAÚJO, D. C. 1997. Evidência paleohistológica da presença de paquiostose nas costelas de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaqui 1966 (Proganosauria). In: XV Congresso Brasileiro de Paleontologia. Resumos: 84. São Pedro.
- TIMM, L & ARAUJO-BARBERENA, D.C. 2000. Histological observations on bone of mesosaurs (Proganosauria) of Iratí Formation, Parana Basin, Brazil. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE GEOLOGIA, 31, RIO DE Janeiro, abstract, p 78

- VERGEL, M. del M. 1987. Contenido palinológico de la Formación Melo (Paleozoico Superior) de Melo, Uruguay. Actas del X Congreso Geológico Argentino, 3:117-120. San Miguel de Tucumán.
- VEROSLAVSKY, G.; MARTINEZ, S. & UBILLA, M. 2006. El Paleozoico. Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp.5-36
- WALTHER, K. 1919. Líneas fundamentales de la estructura geológica de la República Oriental del Uruguay. Revista del Instituto Nacional de Agronomía (2) 3:1-186. Montevideo.
- WALTHER, K. 1928. Nota sobre algunos resultados de la investigación geológica del país obtenidos en los años 1918-1928, en parte no publicados aún. Revista de la Facultad de Agronomía, 1: 3- 36. Montevideo.
- WEGENER, A. 1966. The origin of continents and oceans. 246 pp. Dover Publications, Inc.,
- WHITE, I. C. 1908. Relatório final da comissão de estudo das minas de carvão de pedra do Brasil, parte 1 Geologia, Rio de Janeiro. 300 pp.
- WILLISTON S. W., 1925 - The osteology of the reptiles. Harvard University Press, Cambridge, 304 pp.
- ZAMUNER, A. B. 1996. *Araucarioxylon petriellae* n. sp., una posible glossopterid de la Formación Melo (Pérmico Inferior), Uruguay. Ameghiniana, 33 (1): 77-94. Buenos Aires.